



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE HORMIGAS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) DE UN AMBIENTE COSTERO
DEL CENTRO DE VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

PRESENTA

PATRICIA ROJAS FERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, U.N.A.M.

COMITÉ TUTOR: DRA. CRISTINA CRAMER HEMKES.

FACULTAD DE CIENCIAS, U.N.A.M.

DR. CARLOS ENRIQUE FRAGOSO GONZÁLEZ

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MÉXICO, D.F.

ENERO 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme otorgado una educación gratuita y de excelente calidad desde mi ingreso a la Escuela Nacional Preparatoria hasta la terminación de mis estudios de Doctorado en la Facultad de Ciencias.

Al Dr. Alfonso Neri García Aldrete por su invaluable asesoría, sus siempre atinados consejos y su enorme paciencia durante el desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Cristina Cramer Hemkes y al Dr. Carlos Fragoso González por su gran ayuda en el pulimento del protocolo de investigación, sus valiosas sugerencias durante el desarrollo del trabajo y la cuidadosa revisión del documento final.

A los miembros de mi comité revisor Dres. Javier Álvarez Sánchez, Rosa Gabriela Castaño Meneses y Pedro Reyes Castillo por la revisión cuidadosa del trabajo y por ayudarme a mejorar la versión final con sus correcciones y sugerencias.

Al Instituto de Ecología A.C. (INECOL: Departamento de Biología de Suelos y Red de Biodiversidad y Sistemática) por haberme permitido realizar esta tesis como parte de mis labores de investigación.

Al Dr. William P. Mackay por permitirme consultar su magnífica colección de hormigas de México y por su gentil ayuda en la corroboración de mis identificaciones.

A Antonio Ángeles, Julián Bueno Griselda Camacho, Araceli Cartas, Carlos Fragoso, Lizbeth Hernández, José C. Patrón, Gael Solano, Aldo Solano y Josefina Velázquez por su indispensable, aunque no suficientemente valorada, ayuda en el trabajo de campo.

A todo el personal encargado de las instalaciones del CICOLMA, especialmente al Sr. Enrique Barradas, por las facilidades que siempre me brindaron para hacer el trabajo de campo de esta investigación.

A Antonio Ángeles y Martín de los Santos por su apoyo en la captura de los datos, la edición de las figuras y la toma de las fotografías al esteromicroscopio.

A los colegas y amigos que muy amablemente me dieron ejemplares de hormigas de La Mancha: José Amador, Cristina Azcárraga, María Luisa Castillo, Aaron Gove, Paulo Oliveira, Mónica Palacios, Carlo Sormani y Eric Trujillo.

Al Dr. Gonzalo Castillo por su valiosa ayuda en la identificación de las especies vegetales mencionadas en este trabajo.

Resumen

La importancia ecológica de las hormigas se debe a su papel como modificadoras del suelo, depredadoras y por sus relaciones con gran cantidad de plantas, animales y hongos. Debido a su naturaleza cambiante en las dunas costeras se desarrollan comunidades vegetales que pertenecen a distintas etapas de la sucesión natural. En La Reserva de La Mancha, Ver. Existe un mosaico de vegetación de dunas costeras bien conservado en donde las etapas de la sucesión vegetal están determinadas por la topografía de las dunas. En este trabajo estudiamos la riqueza, la diversidad y la composición faunística de las comunidades de hormigas de cuatro tipos de vegetación (pastizal, matorral, selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia) a lo largo de un gradiente sucesional. Encontramos un total de 121 especies, de 41 géneros y siete subfamilias. El pastizal fue el sitio más pobre (21 especies) y la selva mediana el más rico (102). Las siete especies más abundantes que en conjunto aportaron el 40.8% del total de registros fueron *Solenopsis molesta* (21.6%), *S. geminata* (19.5%), *Azteca velox* (14%), *Brachymyrmex* sp. 1LM (11.7%), *Dorymyrmex bicolor* (11.2%), *Camponotus planatus* (11%) y *Pheidole susannae* (10.7%). La composición faunística de los sitios fue muy diferente, con casi el 40% de las especies presentes en un solo sitio. Todos los sitios, con excepción del pastizal, tuvieron abundancias elevadas de varias especies típicas de sitios perturbados. El análisis de similitud en cuanto a número y composición de especies agrupa a las dos selvas en un grupo y al pastizal y al matorral en otro, con más de 60% de disimilitud entre ambos; la similitud entre las dos selvas sugiere que éstas representan etapas avanzadas de dos sucesiones diferentes. De los 12 gremios tróficos obtenidos y de acuerdo a lo esperado, el pastizal tuvo el espectro más pobre, y la selva mediana el más rico. La similitud entre sitios de acuerdo a su espectro de gremios fue igual a la similitud encontrada con la riqueza y la composición faunística. Se encontraron cuatro especies invasoras, dos de ellas autóctonas que por su elevada abundancia representan una amenaza a las comunidades nativas en el matorral y en las dos selvas.

ÍNDICE

Capítulo I. Introducción

1. Las comunidades de hormigas en las dunas costeras	1
2. Generalidades de las hormigas	3
3. Marco teórico de ecología de comunidades	5
4. Marco teórico de la sucesión ecológica	8
5. Literatura citada	9

Capítulo II. Métodos

1. Zona de estudio	16
2. Muestreo de las hormigas	19
3. Análisis de los datos	21
4. Literatura citada	22

Capítulo III. Ant Communities along a Gradient of Plant Succession in Mexican Tropical Coastal Dunes

1. Introduction	24
2. Material and methods	25
3. Results	27
4. Discussion	29
5. Conclusions	31
6. References	31
7. Appendix 1	35

Capítulo IV. Estructura de gremios tróficos de las comunidades de hormigas de La Mancha, Ver.

1. Introducción	38
2. Métodos	41
3. Resultados	42
4. Discusión	50
5. Literatura citada	56

Capítulo V. Hormigas exóticas e invasoras en La Mancha, Ver.

1. Introducción	64
2. Métodos	67
3. Resultados	67
4. Discusión	76
5. Literatura citada	79
6. Estudio de caso 1	84
7. Estudio de caso 2	106

Capítulo VI. Conclusiones y perspectivas

Apéndice. Algunas especies de hormigas de La Mancha, Ver.	116
--	-----

CAPÍTULO I

Introducción

1. Las comunidades de hormigas en las dunas costeras

En México conocemos muy poco acerca de las comunidades de hormigas a pesar de que se ha documentado ampliamente su gran importancia ecológica y su dominancia en cuanto a abundancia y biomasa en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Fittkau y Klinge 1973, Brown 2000). Estos insectos son un grupo natural muy diverso y con gran sensibilidad a los cambios en las condiciones ambientales, por lo que constituyen un excelente grupo para establecer comparaciones entre sus comunidades en diferentes ecosistemas (Hölldobler y Wilson 1990, Andersen 2000).

A nivel mundial las comunidades de hormigas que viven en los ambientes costeros están entre las menos estudiadas, y solo hasta muy recientemente se ha enfatizado su importancia en estos sitios (Howe et al. 2010). Los ecosistemas que se desarrollan en las costas están entre los más dinámicos y complejos de la tierra, pues son modelados intensamente por procesos físicos -como la acción del agua y del viento- y por procesos biológicos (McLachlan 1991); en los ecosistemas costeros en donde existen dunas de arena la heterogeneidad ambiental aumenta debido al relieve sinuoso y al establecimiento de varios tipos de comunidades vegetales (Martínez et al. 2004).

En los climas templados las comunidades de hormigas de la vegetación de dunas costeras son siempre pobres en especies (entre 3 y 24 especies, Boomsma y De Vries 1980; Ruano et al. 1995); en estos sitios la riqueza de especies, la diversidad y la abundancia de hormigas se incrementan a lo largo de la sucesión vegetal, con los mayores valores en los sitios de mayor cobertura (Boomsma y Van Loon 1982; Ruano et al. 1995). Sin embargo, se ha encontrado que los estados sucesionales de las comunidades de hormigas no están coordinados con los estados de la sucesión vegetal, siendo la riqueza y la composición de especies de hormigas relativamente independientes de las de la vegetación (Gallé 1991).

En las dunas costeras tropicales las comunidades son generalmente más ricas, aunque el número de especies varía mucho entre localidades (entre 22 y 92 especies); en

estos ecosistemas una mayor riqueza se encuentra correlacionada con una mayor heterogeneidad y complejidad del hábitat (Fontenla 1993, Durou et al. 2002, Vargas et al. 2007). La composición faunística de estos ensamblajes también varía mucho y está siempre en función del tipo de vegetación (Fontenla 1993, Cardoso et al. 2010) y de la cobertura vegetal (Durou et al. 2002).

En el litoral mexicano del Golfo de México gran parte de las dunas costeras en estado natural ha desaparecido, debido al extensivo manejo agropecuario, los asentamientos humanos y las actividades turísticas (Moreno-Casasola 2006). Sin embargo, en las costas del estado de Veracruz todavía existen grandes sistemas de dunas costeras bien conservados, que pueden adentrarse tierra adentro hasta 3 km. Uno de estos sistemas se encuentra en los terrenos de la reserva ecológica del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA).

En este sitio la vegetación de dunas sigue un gradiente de sucesión que va desde la vegetación pionera y pastizales en las playas y dunas más jóvenes hasta la selva mediana subperennifolia establecida en las dunas más viejas (Moreno-Casasola y Travieso 2006, Castillo 2006). Por su gran heterogeneidad ambiental las dunas costeras de La Mancha son un sitio idóneo para el estudio de los ensamblajes de especies de diversos grupos biológicos y sus cambios en los diferentes tipos de vegetación a lo largo del proceso de sucesión natural.

Los estudios sobre hormigas en La Mancha incluyen diversos aspectos de las interacciones hormiga-planta (Rico-Gray 1989, 1993; Mehlreter et al. 2003), estimaciones de la riqueza y la abundancia de especies invasoras (Fragoso y Rojas 2009) y el registro de especies en la zona en inventarios faunísticos (Rojas 2001, 2011) y en estudios taxonómicos (MacKay et al. 2004). No existe hasta el momento ningún estudio sobre las hormigas a nivel de sus comunidades.

Esta investigación examina las comunidades de hormigas de cuatro ambientes terrestres del mosaico de vegetación costera de La Mancha: el pastizal natural, el matorral, la selva baja caducifolia y la selva mediana subperennifolia a partir de su riqueza, diversidad, composición faunística y estructura trófica, y establece una línea base de conocimiento de las especies invasoras en los sitios. Aunque en el protocolo de muestreo estandarizado algunas técnicas de colecta manipularon el ambiente y ayudaron a encontrar

algunos patrones, nuestra aproximación no es experimental, sino observacional y descriptiva. Este trabajo es el primero en su tipo en México y pretende contribuir al conocimiento de la ecología de comunidades de este importante grupo de insectos.

2. Generalidades de las hormigas

Las hormigas pertenecen al orden Hymenoptera que constituye un grupo monofilético de Endopterygota (Vilhelmsen 2001) y se le propone como grupo hermano de Mecopterida que incluye a Lepidoptera, Diptera, Trichoptera y Siphonaptera (Castro y Dowton 2005). Están ubicadas dentro de la superfamilia Vespoidea que incluye a 10 familias (Sharkey 2007).

Todas las hormigas pertenecen a la familia Formicidae, taxón monofilético (Grimaldi y Agosti 2000) con los siguientes caracteres únicos dentro de Vespoidea: a) glándula metapleurale en las hembras, donde se producen sustancias micostáticas y bacteriostáticas y que puede perderse secundariamente en las especies arborícolas (Brown 1968, Hölldobler y Engel-Siegel 1984); b) estrechamiento del primer (y segundo) segmento del metasoma (pecíolo y, en su caso, postpecíolo); c) antena acodada por alargamiento del primer artejo antenal, d) la reina se desprende de las alas después del apareamiento y e) casta morfológica de obreras (Bolton 2003).

Existe un buen registro fósil, con representantes de 60 géneros vivientes y 100 extintos. Los fósiles más antiguos son del ámbar de Francia y de Burma del Cretácico temprano y sugieren que el ancestro común más reciente de las hormigas vivió hace más de 120 millones de años (Grimaldi y Engel 2005), aunque los datos moleculares estiman hasta 143 ma (Brady et al. 2006), o aún 176 ma (Moreau et al. 2006).

Ecología

Las hormigas son insectos sociales muy importantes ecológicamente, ya que juegan papeles clave en los ecosistemas como modificadoras del suelo (Lobry de Bruyn y Conacher 1990) y depredadoras de invertebrados (Gotwald 1995), además de que establecen interacciones mutualistas con cientos de especies de plantas (Jolivet 1996) y hongos (Schultz y McGlynn 2000). Se ha propuesto que debido a sus efectos directos e

indirectos en las propiedades del suelo se les puede considerar ingenieras del ecosistema (Folgarait 1998).

Aunque viven en prácticamente todos los ambientes terrestres desde la tundra hasta los bosques tropicales (Hölldobler y Wilson 1990) son especialmente dominantes en las selvas tropicales del mundo, principalmente de Centro y Sudamérica (Brown 2000, Kaspari 2005), siendo uno de los grupos con mayor aporte de individuos y de biomasa al ecosistema (Fittkau y Klinge 1973, Davidson et al. 2003). Junto con los termites representan más de 50% de la biomasa de insectos en las selvas tropicales (Wilson y Hölldobler 2005). En su estudio del dosel de la selva Erwin (1989) encontró que casi el 70% de los individuos de artrópodos fueron hormigas.

Sociabilidad

Las hormigas son consideradas eusociales, ya que tienen colonias con una estructura compleja en la que los individuos adultos pertenecen a dos o más generaciones que contribuyen al mantenimiento de la colonia y al cuidado de las crías, y en la que existe una división del trabajo reproductivo (Wilson 1971).

Las colonias están formadas por: a) una reina (o varias, según la especie y otros factores), hembra alada, generalmente grande y con los ovarios desarrollados para la puesta de huevos; b) las obreras, también hembras pero estériles y sin alas, encargadas de todo el trabajo de la colonia, y c) los machos cuya única función es fecundar a las reinas vírgenes generalmente de otras colonias. Los soldados constituyen otra casta presente en muchas especies cuya función es defender el nido y las columnas de forrajeras (Bourke y Franks 1995). La organización y el funcionamiento de la colonia son posibles gracias a su sistema de comunicación, basado principalmente en señales químicas (Paterson 2011). Diversas sustancias que envían mensajes distintos, son repartidas a toda la colonia a través del intercambio de alimento líquido de boca a boca y del acicalamiento mutuo.

Las colonias pasan generalmente por tres estadios en su ciclo de vida: el de fundación en el que la reina cuida y alimenta ella sola a la primera generación de obreras; el ergonómico en el que crece la población de obreras y su talla promedio; y el estadio reproductivo en el que al cabo de meses o años, según la especie, la colonia empieza a

producir nuevas reinas y machos que saldrán a aparearse durante el vuelo nupcial (Oster y Wilson 1978).

Diversidad

Las hormigas son de distribución cosmopolita y solamente la Antártida, Islandia, Groenlandia y las islas del Pacífico Central carecen de especies nativas (Hölldobler y Wilson, 1990). A nivel mundial Bolton (1994, 1995) reconoce ocho regiones zoogeográficas que albergan faunas de hormigas características, con una gran cantidad de endemismos a nivel de género.

A escala global, como en muchos grupos animales, la diversidad de hormigas disminuye de forma continua siguiendo dos gradientes: a) el latitudinal que va de los trópicos a las tierras templadas, y b) el altitudinal que va de las tierras bajas a las grandes altitudes (Kusnezov 1957; Fisher 1996). El factor más importante que limita su distribución es la temperatura que a nivel microclimático está ligada al grado de insolación del suelo, ya que una baja temperatura y mucha humedad en el suelo a lo largo del año pueden impedir el forrajeo eficiente y el desarrollo de las larvas (Bruhl et al. 1999).

Se reconocen como válidas 13 027 especies de 324 géneros y 16 subfamilias (Bolton 2014) y continuamente se siguen describiendo especies nuevas, principalmente de los trópicos húmedos. Entre los géneros más ricos están *Camponotus* y *Pheidole* con más de 1 000 especies cada uno (Bolton 2014).

En México se han registrado hasta la fecha 973 especies (Ríos-Casanova 2014), muchas de ellas únicamente por referencias bibliográficas.

Veracruz es uno de los estados más ricos con 353 especies de 80 géneros distintos (Rojas 2011). En el estado, casi el 70% de las especies viven en localidades de la planicie costera del Golfo de México y en las partes bajas de la Sierra de Los Tuxtlas; la fauna de esta región está formada casi en su totalidad por elementos de origen meso y sudamericano (Rojas 2011).

3. Marco teórico de ecología de comunidades

La ecología de comunidades tiene como principales objetivos estudiar la forma en la que los ensambles de especies se distribuyen en el ambiente e identificar qué factores y

procesos del medio físico y biológico determinan su estructura y dinámica (Begon et al. 2006, Gee y Giller 1987). Esta disciplina surge principalmente por la observación de la gran similitud entre algunos ambientes, lo que sugiere que hay fuerzas similares que moldean la morfología, la historia de vida y la fisiología de las especies, las que a su vez determinan la estructura y la dinámica de las comunidades (Strong et al. 1984).

Concepto de comunidad

El concepto de comunidad ecológica ha variado en el tiempo y entre autores, sin embargo hay consenso en que es un grupo de organismos de distintas especies en diferentes proporciones que conviven en un mismo lugar y tiempo (ver por ejemplo Krebs 1978, y Begon et al. 2006), y que interactúan entre sí en una red de interacciones horizontales y verticales (Whittaker 1975, Strong et al. 1984, Southwood 1987). Las interacciones horizontales son la competencia y el mutualismo y las verticales son la depredación y el parasitismo (Gee y Giller 1987). Este concepto surgió en el contexto de los ensambles de especies a nivel local y sus defensores afirman que los procesos evolutivos a grandes escalas son poco importantes, pues las interacciones ecológicas que influyen en la coexistencia de las especies alcanzan su equilibrio mucho más rápido (MacArthur 1965, Pielou 1977). La consolidación de esta corriente se dio gracias a los resultados de los experimentos con microcosmos, en los cuales las interacciones locales llegan a un equilibrio generalmente en unas decenas de generaciones (Ricklefs 1989).

Sin embargo, actualmente se sabe que los ensambles de especies están regulados no solo por interacciones locales entre las poblaciones, sino también por procesos históricos, biogeográficos y evolutivos que se dan a escalas más grandes (Ricklefs y Schluter 1993, Ricklefs 2004). Diversos autores consideran que las comunidades deben estudiarse a lo largo del rango de distribución de las poblaciones que las componen (metacomunidades) argumentando que la evolución de las características de las especies, que les permiten competir con éxito u ocupar determinado nicho, no se desarrollaron a nivel de poblaciones locales sino a lo largo de las poblaciones dentro de su rango de distribución con un flujo genético efectivo (Hubbell 2001, Ricklefs 2008, Harrison y Cornell 2008). En un intento de reconciliar ambas posturas Ricklefs (2004) plantea una aproximación holística al estudio de

las comunidades que por un lado considere las interacciones locales como limitante de la membresía de las especies, y por el otro aborde los fenómenos que se dan a nivel de regiones con ambientes heterogéneos, en donde las poblaciones son reguladas a través de la competencia y de la selección del hábitat.

Debido a la complejidad de las comunidades, frecuentemente las investigaciones se circunscriben a estudiar solamente una parte de ellas, delimitada en forma un tanto arbitraria. De este modo, la comunidad puede definirse con base en niveles taxonómicos, grupos funcionales, hábitats, localización geográfica, etc. (Begon et al. 2006).

Concepto adoptado en este trabajo

Nuestra delimitación de la comunidad sigue un criterio taxonómico, con las siguientes ventajas de interpretación ecológica y de obtención de datos: a) se estudian especies con muchas semejanzas en cuanto a ciclo de vida, morfología, longevidad, etc. pues las especies pertenecen a un mismo linaje, b) por sus requerimientos ecológicos semejantes, las potenciales variaciones en las poblaciones pueden atribuirse a factores similares y c) puede utilizarse un mismo protocolo de muestreo y un mismo grupo de técnicas de captura, de manera que un mismo tamaño de muestra puede servir para muchas especies del grupo al mismo tiempo (Bestelmeyer et al. 2000).

Estructura de la comunidad

La comunidad tiene ciertos atributos que determinan su estructura. En general podemos decir que la estructura de una comunidad está definida por la distribución espacio-temporal y la abundancia relativa de las especies y por la forma en la que utilizan los recursos (May 1984). En concreto los atributos de la comunidad son la riqueza y diversidad de especies, la composición específica, la abundancia de cada especie (relativa, densidad, frecuencia, rareza, dominancia) y la estructura trófica, entre los más importantes.

Atributos de las comunidades estudiados en este trabajo

Los atributos de las comunidades de hormigas que estudiamos en este trabajo y sus definiciones son:

- a) Riqueza de especies: Es simplemente el número de especies encontrado en las comunidades.
- b) Diversidad: medida que integra en un índice el número de especies y la abundancia relativa de cada una en las comunidades.
- c) Composición faunística: identidad taxonómica de las especies que forman las comunidades.
- d) Distribución horizontal y vertical: distribución de las especies en los distintos tipos de vegetación y en los distintos estratos de cada uno.
- e) Estructura trófica (o funcional): cantidad de gremios tróficos (o funcionales) y número de especies en ellos. Se define como gremio a un conjunto de especies que comparten un recurso y lo utilizan en forma semejante.

4. Marco teórico de la sucesión ecológica

A lo largo del tiempo las comunidades ecológicas cambian en su composición de especies, su estructura, su diversidad y su productividad, entre otros atributos; a este cambio se le llama sucesión ecológica. La sucesión ecológica es un proceso complejo controlado por muchos factores y contingencias, que incluyen la disponibilidad de las especies, las características de sus historias de vida, las interacciones directas o indirectas, los gradientes ambientales y las características de los disturbios, entre otras (Connell y Slatyer 1977, Walker y Chapin 1987).

De acuerdo con Tilman (1985) los cambios en la cantidad del recurso (disponibilidad de luz, de N, etc.) a lo largo del tiempo son los causantes de los cambios en la composición de la comunidad, debido a que las especies se especializan en proporciones específicas de estos recursos. La aproximación más utilizada para estudiar la sucesión vegetal ha sido el de las cronosecuencias (Begon et al. 2006), que ante la imposibilidad de estudiar la sucesión a lo largo de grandes periodos de tiempo, reemplazan el seguimiento temporal por diferentes sitios con distintas edades, en el supuesto de que estas diferencias representan los cambios que la comunidad ha experimentado a través del tiempo (sin embargo, para un punto de vista alternativo ver Johnson y Miyanishi 2008).

La sucesión vegetal en las dunas costeras

Las dunas costeras son ambientes muy dinámicos y de gran complejidad topográfica que están modeladas por factores físicos como la acción del agua y del viento y por procesos biológicos como la sucesión vegetal (McLachlan 1991). Generalmente presentan una gran heterogeneidad topográfica, lo que junto con la perturbación frecuente por tormentas y huracanes determina su particular dinámica espacial y temporal (Hesp y Martínez 2007). Existen pocos sistemas naturales en el mundo que se presten tan bien para estudiar la sucesión como los ambientes costeros, especialmente en las zonas tropicales; en ellos se puede encontrar un gradiente que va desde sitios de suelo desnudo hasta diferentes tipos de bosques, pasando por varias etapas intermedias de la sucesión.

En el relieve sinuoso de las dunas se establecen comunidades vegetales que corresponden a diferentes etapas de la sucesión, por lo que en el mismo clima y aún en la misma localidad encontramos grandes variaciones en los tipos de vegetación (ver Martínez et al. 2004). Las comunidades que se encuentran más cerca de la playa y en sitios con arena no estabilizada están sujetas a condiciones más severas que las de tierra adentro o de las dunas ya estabilizadas; entre las condiciones de estrés están la salinidad y falta de estructura del suelo, la fuerza y salinidad del viento proveniente del mar, y el enterramiento por arena (Moreno-Casasola y Travieso 2006). En pastizales costeros se ha encontrado que la tasa de sucesión es lenta tanto en los estadios tempranos (de baja diversidad) como en los tardíos (de alta diversidad) (Álvarez-Molina et al. 2012).

5. Literatura citada

- Álvarez-Molina, L.L., M.L. Martínez, O. Pérez-Maqueo, J.B. Gallego-Fernández, J.B. and P. Flores. 2012. Richness, diversity, and rate of primary succession over 20 years in tropical coastal dunes. *Plant Ecology* 213:1597-1608.
- Begon, M., C.R. Townsend and J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4a ed., Blackwell Publishing, Mass.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown, W.L. Jr., Delabie, J.H.C. and Silvestre, R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. Pp. 122-144. In Agosti, D., J.D.

- Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.). *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 71:1-370
- Bolton, B. 2014. An online catalog of the ants of the world, <http://www.antcat.org/> (acceso: 15/VIII/2014).
- Boomsma, J.J. and A. De Vries. 1980. Ant species distribution in a sandy coastal plain. *Ecological Entomology* 5:189-204.
- Boomsma, J.J. and A.J. Van Loon. 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *Journal of Animal Ecology* 51:957-974.
- Bourke, A.F.G. and N.R. Franks. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, Princeton.
- Brady S.G., T.R. Schultz, B.L. Fisher and P.S. Ward. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 103:18172-18177.
- Brown, W.L., Jr. 1968. An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *American Naturalist* 102:188-191.
- Brown, W.L. 2000. Diversity of ants. Pp. 45-79 In Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.). *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Bruhl, C.A., M. Mohamed and K.E. Linsenmair. 1999. Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 15:265-277.
- Cardoso D.C., T.G. Sobrinho and J.H. Schoereder. 2010. Ant community composition and its relationship with phytophysionomies in a Brazilian Restinga. *Insectes Sociaux* 57:293-301.

- Castillo, G. 2006. Las selvas. Pp. 221-229. In P. Moreno-Casasola (ed.). Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Castro, L. and M.P. Dowton 2005. The position of the Hymenoptera within the Holometabola as inferred from the mitochondrial genome of *Perga condei* (Hymenoptera: Symphyta: Pergidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:469-479.
- Connell, J.H. and R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Davidson, D.W., S.C. Cook, R.R. Snelling and T.H. Chua. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969-972.
- Durou, S., A. Dejean, I. Olmsted and R.R. Snelling. 2002. Ant diversity in coastal zones of Quintana Roo, Mexico, with special reference to army ants. *Sociobiology* 40:385-402.
- Erwin, T.L. 1989. Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Revista Peruana de Entomología* 32:71-77.
- Fisher, B.L. 1996. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology (n.s.)* 85:93-108.
- Fittkau E. J. and H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:1-14.
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- Fontenla, J.L. 1993. Composición y estructura de comunidades de hormigas en un sistema de formaciones vegetales costeras. *Poeyana* 441:1-19.
- Fragoso, C. y P. Rojas. 2009. Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. Pp. 81-107. In: G.A. Aragón, M.A. Damián y J.F. López-Olguín (eds.). Manejo Agroecológico de Sistemas. Vol. I. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.

- Gallé, L. 1991. Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology (Ecography)* 14:31-37.
- Gee, J.H.R. and P.S. Giller (eds). 1987. *Organization of Communities Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gotwald, W.H. Jr. 1995. *Army Ants. The Biology of Social Predation*. Cornell University Press. Ithaca.
- Grimaldi, D. and D. Agosti. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 97:13678-13683.
- Grimaldi, D. and M.S. Engel. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harrison, S. and H. Cornell. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* 11:969-979.
- Hesp, P.A. and Martinez, M.L. 2007. Disturbance processes and dynamics in coastal dunes. Pp 215–247 In *Plant Disturbance Ecology. The Process and the Response*. Academic Press, London.
- Hölldobler, B. and Engel-Siegel, H. 1984. On the metapleural gland of ants. *Psyche* 91:201-224.
- Hölldobler B. and E.O. Wilson 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Howe, M.A., G.T. Knight and C. Clee. 2010. The importance of coastal sand dunes for terrestrial invertebrates in Wales and the UK, with particular reference to aculeate Hymenoptera (bees, wasps & ants). *Journal of Coastal Conservation* 14:91-102.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in Population Biology 32. Princeton University Press, Princeton.
- Johnson, E.A., and K. Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11:419-431.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and Plants. An Example of Coevolution*. Backhuys Publishers, Leiden.

- Kaspari, M. 2005. Global energy gradients and the regulation of body size: worker mass and worker number in ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 102:5079-5083.
- Krebs C.J. 1978 *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row Publishers.
- Kusnezov, N. 1957. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. *Evolution* 11:298-299.
- Lobry de Bruyn, L.A. and A.J. Conacher. 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Australian Journal of Soil Research* 28:55-93.
- MacArthur, R. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510-533.
- Mackay, W.P., J.M. Maes, P. Rojas y G. Luna. 2004. The ants of North and Central America: the genus *Mycocepurus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science* 4(27):1-7.
- Martínez, M.L., N.P. Psuty and R.A. Lubke. 2004. A perspective on coastal dunes. Pp. 3-10. In M.L. Martínez and N.P. Psuty (eds.). *Coastal Dunes. Ecology and Conservation* Springer, Berlin.
- May, R. 1984. An overview: real and apparent patterns in community structure. Pp. In: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- McLachlan, A. 1991. Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments* 21:229-243.
- Mehlreter, K., P. Rojas and M. Palacios-Ríos, M. 2003. Moth larvae-damaged giant leather-fern *Acrostichum danaeifolium* as host for secondary colonization by ants. *American Fern Journal* 93:49-55.
- Moreau, C.S., C.D. Bell, R. Vila, S.B. Archibald and N.E. Pierce. 2006 Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science* 312:101-104.
- Moreno-Casasola, P. (ed.). 2006. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México, 576 pp.

- Moreno-Casasola, P. y A.C. Travieso. 2006. Las playas y las dunas. Pp 205-220. In P. Moreno-Casasola (ed.). Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Oster, G.F. and E.O. Wilson. 1978. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton University Press, Princeton.
- Paterson, P. 2011 The Science of Ant Communication: A Discussion of How Ants Talk to Each Other. E-book, Writer Types Incorporated. <http://www.smashwords.com>
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Ricklefs, R.E. 1989. Speciation and diversity: the integration of local and regional processes. Pp. 599-622. In: Otte D. and J.A. Endler (eds). Speciation and its Consequences. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ricklefs, R. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7:1-15.
- Ricklefs, R. 2008. Disintegration of the ecological community. The American Naturalist 172:741-750.
- Ricklefs, R. and D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. Pp. 215–229. In Ricklefs, R.E. & D. Schluter (eds). Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowland. Biological Journal of the Linnean Society 38:173-181.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. Biotropica 25:301-315.
- Ríos-Casanova, L. 2014. Biodiversidad de hormigas en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85:392-398.
- Rojas, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). Acta Zoológica Mexicana (n.s.), Número especial 1:189-238.

- Rojas, P. 2011. Hormigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Pp.431-439. In La biodiversidad en Veracruz. Estudio de Estado. Vol. II. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., México.
- Ruano, F., M. Ballesta, J. Hidalgo and A. Tinaut. 1995. Mirmecocenosis del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (Hymenoptera: Formicidae). Aspectos Ecológicos. Boletín de la Asociación Española de Entomología 19:89-107.
- Schultz, T.R. and T.P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms. Pp. 35-44. In Agosti, D., J. Majer, L.E. Alonso and T. Schultz (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Sharkey, M.J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa* 1668:521-548.
- Southwood, T.R.E. 1987. The concept and nature of the community. Pp 3-27 In Gee, J.H.R. and P.S.Giller (eds.). *Organization of communities, past and present*. Blackwell Scientific Publications Oxford.
- Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle. 1984 (eds). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125:827-852.
- Vargas, A.B., A.J. Mayhé-Nunes, J.M. Queiroz, G.O. Souza e E.F. Ramos. 2007. Efeitos de Fatores Ambientais sobre a Mirmecofauna em Comunidade de Restinga no Rio de Janeiro, RJ. *Neotropical Entomology* 36:28-37.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera. *Zoological Journal of the Linnean Society* 131:393-442.
- Walker, L.R. and F.S. Chapin III. 1987. Interactions among processes controlling succession. *Oikos* 50:131-135.
- Whittaker, R.H., 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd ed. Macmillan, New York.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson, E.O. and B. Hölldobler. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 102:7411-4.

CAPÍTULO II

Métodos

1. Zona de estudio

La zona de estudio está en la reserva del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA), localizada en la parte central de la costa del estado de Veracruz (96°22'40" O; 19°36'00" N) con un rango de altitud de 0-80 m (Figura 1.). Es un sitio geológicamente muy joven formado por la actividad volcánica del Mioceno y por depósitos del Cuaternario (Geissert 1999). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_2) con la temperatura media anual de entre 21°C en enero (el mes más frío) y 27.3 °C en junio (el mes más caliente); la precipitación media anual es de 1200-1500 mm, con 78% de la precipitación anual total ocurriendo durante la época de lluvias (junio-septiembre); los vientos provenientes del norte son intensos de noviembre a febrero. Los suelos son arenosoles calcáricos y lúvicos sin estructura (Travieso y Campos 2006).

Los sitios estudiados pertenecen a la llamada vegetación de dunas costeras y siguen un gradiente sucesional que se corresponde con el del proceso de estabilización de las dunas. En las dunas semiestabilizadas se establecen los pastizales y los matorrales; los pastizales se encuentran en la parte alta de las dunas y los matorrales en las hondonadas húmedas en donde el manto freático es muy superficial. Las selvas se desarrollan en las dunas estabilizadas: la selva mediana subperennifolia se encuentra en lugares planos o con relieve ondulado y la selva baja en sitios con mayor pendiente (Moreno-Casasola y Travieso 2006).

Pastizal natural (PA; Fig. 2A)

Tiene una cubierta vegetal de aproximadamente 60% formada por herbáceas y arbustos bajos con espacios de arena desnuda. Las especies más comunes son *Trachypogon plumosus* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Nees, *Andropogon glomeratus* (Walter) B.S.P., *Schizachyrium scoparium* (Michx.) Nash, *Chamaecrista chamaecristoides* (Colladon) Greene y la gramínea anual *Triplasis purpurea* (Walter) Chapm. (Moreno-Casasola y Travieso 2006).

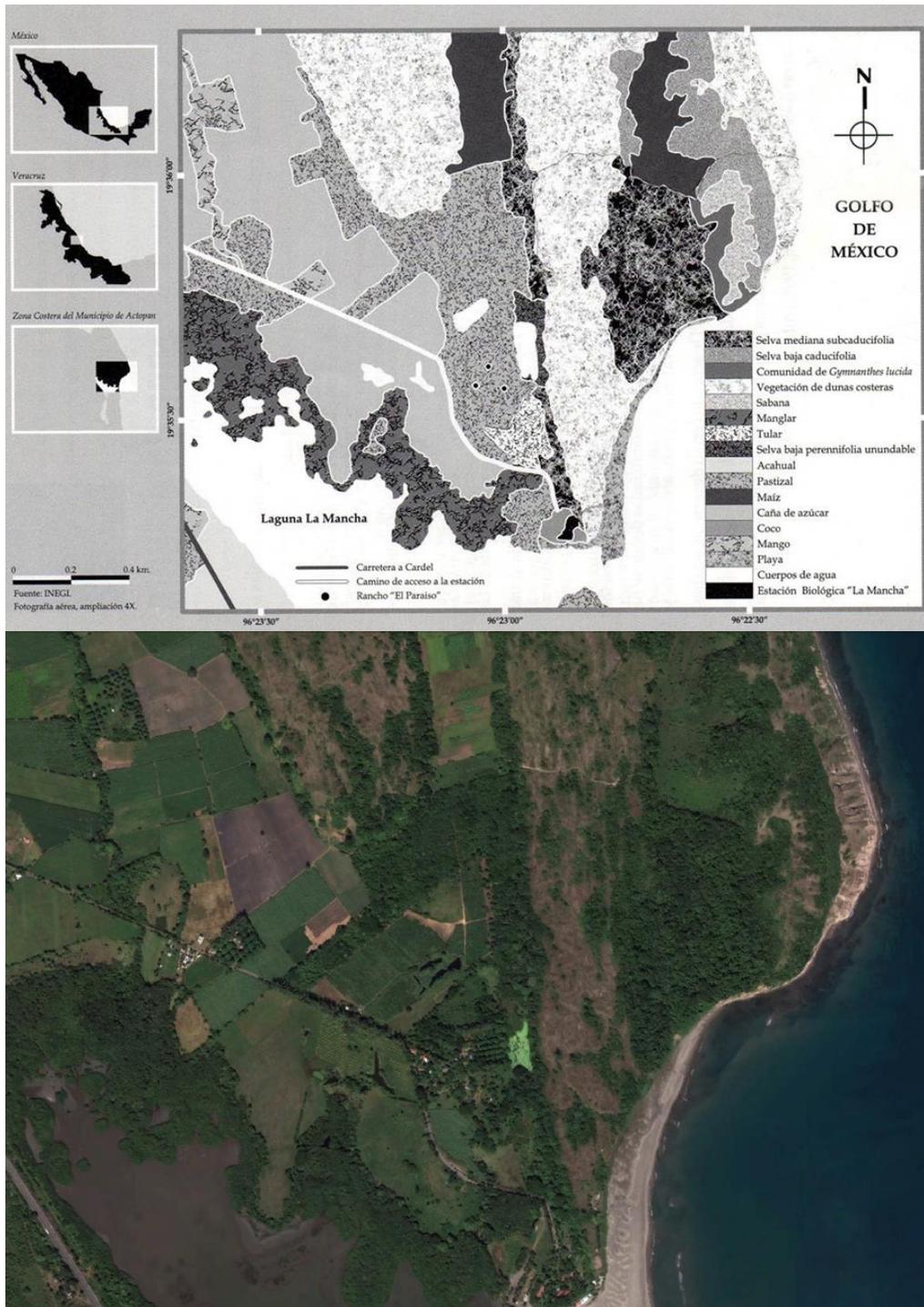


Figura 1. Localización de la zona de estudio. Mapa tomado de Moreno-Casasola, P. (ed.). 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

Matorral (M; Fig. 2B)

Es un matorral mediano cerrado con una cobertura vegetal de 80%. Las especies predominantes son los arbustos *Randia laetevirens* Standl., *Pluchea odorata* (L.) Cass, *Verbesina persicifolia* D.C. y *Mimosa chaetocarpa* Brandeg., con algunos árboles aislados (Moreno-Casasola y Travieso 2006).

Selva baja caducifolia (SB; Fig. 2C)

En este tipo de vegetación el estrato arbóreo no sobrepasa los 12 m de altura, con muchos elementos caducifolios. Las especies dominantes son *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Coccoloba barbadensis* Jacq., *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc. y *Ocotea cernua* (Nees) Mez. En el estrato arbustivo dominan *Crossopetalum uragoga* (Jacq.) Kuntze, *Chiococca alba* (L.) Hitchc, *Psychotria erythrocarpa* Schltld. y *Randia aculeata* L.; el estrato herbáceo es casi inexistente (Castillo 2006).

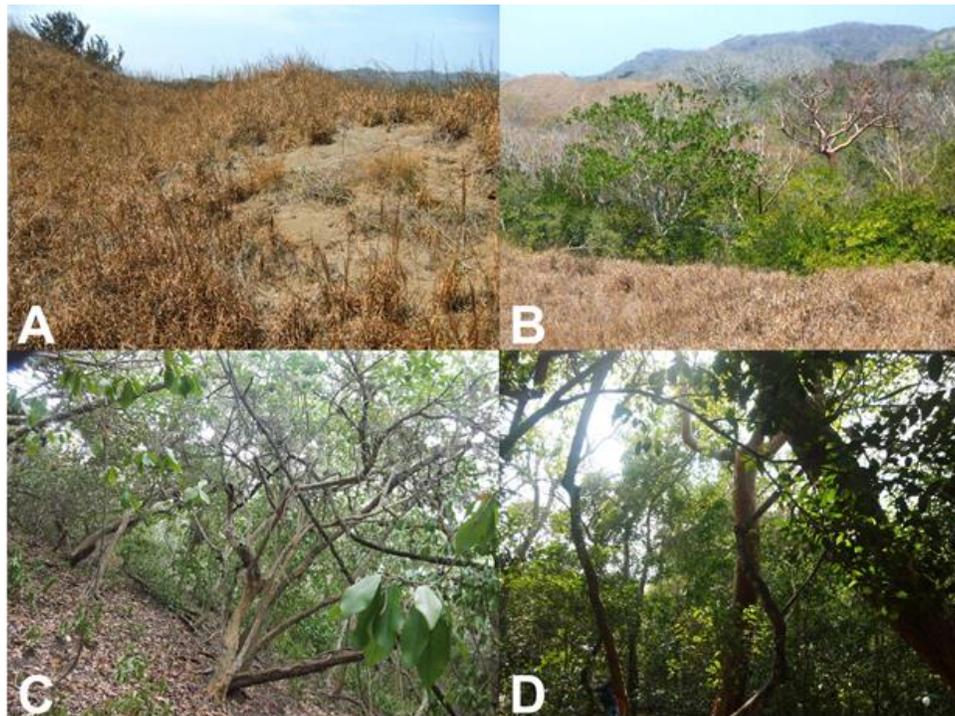


Figura 2. Los cuatro tipos de vegetación estudiados. A-pastizal, B-matorral, C-selva baja caducifolia, D-selva mediana subperennifolia.

Selva mediana subperennifolia (SM; Fig. 2D)

En el estrato arbóreo superior (>20m de altura) predominan *Brosimum alicastrum* Swartz, *Ficus cotinifolia* Kunth, *Cedrela odorata* L. y *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. En el estrato arbóreo inferior (6-15m) son características *Coccoloba barbadensis* Jacq., *Erithroxylum havanense* Jacq., *Nectandra salicifolia* (Kunth) Nees y *O. cernua*. En el estrato arbustivo predominan *C. uragoga*, *Schaefferia frutescens* Jacq. e *Hippocratea celastroides* Kunth (Castillo 2006).

2. Muestreo de las hormigas

El muestreo de las hormigas se hizo durante los meses de mayo (época de secas) y octubre (época de lluvias) de 1992 en PA, SB y SM y en los mismos meses de 1994 en MA. En cada sitio se delimitó una parcela de 20x20 m (400 m²), localizada al menos a 30 m de sus bordes. Se obtuvo un total de 588 muestras de hormigas utilizando seis métodos de captura.

Muestreo estandarizado

Trampas de caída (pit-fall) (Greenslade 1964) (200 trampas). Se colocaron 25 trampas de caída en un arreglo de rejilla, con una separación de 5 m entre cada una. Las trampas fueron recipientes de plástico de 250 ml con un diámetro de boca de 8 cm enterrados a ras del suelo y llenos a 3/4 partes de una solución de etanol al 70% con una pizca de detergente comercial. Las trampas se dejaron en el campo durante cinco días con sus noches.

Trampas subterráneas (MacKay y Vinson 1989) (200 cebos) Siguiendo la misma disposición de rejilla se colocaron 25 trampas subterráneas separadas entre sí por 5m y enterradas a 20-30 cm de profundidad. Cada trampa consistió en un frasco de plástico de 5 ml con varias perforaciones en sus paredes; como cebos se utilizaron atún en lata (proteínico) y una mezcla de avena y miel (carbohidratos). Los cebos se dejaron enterrados durante 48 h.

Cebos superficiales (ver Bestelmeyer et al. 2000) (72 cebos). En tres hileras

paralelas separadas entre sí por 10 m se colocaron nueve cebos separados por 10 m cada uno. Los cebos (del mismo tipo que los utilizados en los cebos subterráneos) se colocaron en cajas de Petri y se depositaron sobre la superficie del suelo; en cada fecha de colecta se recolectaron todas las hormigas atraídas a los cebos, cada hora durante 5 h (entre 10:00 y 15:00 h).

Cebos arbóreos (70 cebos). Este método se utilizó solamente en las dos selvas (SB y SM) ya que en los otros dos sitios no existe un estrato arbóreo bien definido. Los cebos se colocaron dentro de recipientes de plástico de 150 ml atados a una altura de 1.5 m a los troncos de diferentes especies de árboles (20 en SB y 15 en SM). Se utilizaron los mismos cebos que en las trampas subterráneas y superficiales. Todas las hormigas presentes en los cebos se recolectaron 5 veces a intervalos de una hora (entre 10:00 y 15:00 h).

Cuadros de hojarasca (30 muestras). Este método se utilizó en todos los sitios, con excepción del pastizal en donde no hay hojarasca. Se tomaron cinco muestras de hojarasca de 1m², una en el centro y una en cada esquina de la parcela (a una distancia de 2 m del borde) y se procesaron con embudos de Berlese hasta que la muestra estuvo seca.

Colecta manual (16 muestras). En todos los sitios y en cada época las hormigas se colectaron manualmente durante 4 horas por al menos 2 personas en cada sitio, revisando el follaje, epífitas y tallos huecos (colecta manual-vegetación), suelo, dentro y bajo troncos podridos, hojarasca, etc. (colecta manual-suelo).

Muestreo no estandarizado

Con este nombre nos referimos a las numerosas recolectas manuales de hormigas que se hicieron fuera del protocolo estandarizado y que permitieron capturar especies no obtenidas con el otro muestreo.

Las hormigas se montaron en seco (una serie de cada especie de cada trampa) para su identificación. Para la identificación de las especies se utilizaron publicaciones especializadas y por comparación con material de referencia de las colecciones de W.P. Mackay (University of Texas, El Paso, Tx.) y de la colección de Formicidae del

Laboratorio de Invertebrados del Suelo (INECOL)¹. Ejemplares de referencia están depositados en ambas colecciones. La nomenclatura que seguimos es la de Bolton et al. (2007).

3. Análisis de los datos

El análisis de los datos, así como los métodos particulares utilizados en los capítulos III, IV, y V de este trabajo se detallan en su sección correspondiente.

¹ La más reciente propuesta de clasificación de la subfamilia Ponerinae se publicó en junio de este año (Schmidt y Shattuck 2014) coincidiendo con la fecha de publicación del artículo correspondiente al capítulo III de este trabajo (Rojas et al. 2014). En la propuesta de Schmidt y Shattuck (2014) tres de las cuatro especies de *Pachycondyla* encontradas en La Mancha se asignan a géneros distintos: *P. villosa* y *P. crenata* se ubican en *Neoponera*, mientras que *P. stigma* en *Pseudoponera*, cambios que no incluimos en nuestro artículo. Para mantener la congruencia de la nomenclatura entre todos los capítulos de esta tesis, conservamos a estas especies dentro del género *Pachycondyla*.

4. Literatura citada

- Bestelmeyer, B., D. Agosti, L.E. Alonso, C.R.F. Brandão, W.L. Jr. Brown, J.H. Delabie and R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. Pp. 122-144 In Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.). *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Bolton, B., G. Alpert, P.S. Ward and P. Naskrecki. 2007. *Bolton's catalogue of ants of the world 1758-2005. (Compact Disc Edition)* Harvard University Press, Cambridge.
- Castillo, G. 2006. Las selvas. Pp. 221-229 In Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Geissert, D. 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. *Investigaciones Geográficas: Boletín del Instituto de Geografía de la UNAM* 40:23-47.
- Greenslade, P.J.M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 33:301-310.
- MacKay, W.P. and S.B. Vinson. 1989. A versatile bait trap for sampling ant populations. *Notes from Underground* 3:14.
- Moreno-Casasola, P. (ed.). 2006. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México, 576 p.
- Moreno-Casasola, P. y A.C. Travieso. 2006. Las playas y las dunas. Pp. 205-220 In Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Rojas, P., C. Fragoso and W.P. Mackay. 2014. Ant Communities along a Gradient of Plant Succession in Mexican Tropical Coastal Dunes. *Sociobiology* 61:119-132.
- Schmidt, C.A. and S.O. Shattuck. 2014. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of Ponerinae ecology and behavior. *Zootaxa* 3817 (1): 1-242.
- Travieso, A.C. y A. Campos, A. 2006. Los componentes del paisaje. Pp. 139-150 In Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

CAPÍTULO III

Ant Communities along a Gradient of Plant Succession in Mexican Tropical Coastal Dunes

**Las comunidades de hormigas de un gradiente de sucesión vegetal
en las dunas costeras de La Mancha, Ver.**



RESEARCH ARTICLE - ANTS

Ant Communities along a Gradient of Plant Succession in Mexican Tropical Coastal Dunes

P ROJAS¹, C FRAGOSO¹, WP MACKAY²

1 - Instituto de Ecología A.C. (INECOL), Xalapa, México.

2 - University of Texas at El Paso, El Paso, USA.

Article History

Edited by
Kleber Del-Claro, UFU, Brazil
Received 12 March 2014
Initial acceptance 09 April 2014
Final acceptance 12 May 2014

Keywords

Ant assemblages, species richness, diversity, La Mancha, México

Corresponding author

Patricia Rojas
Instituto de Ecología A.C. (INECOL)
Carretera Antigua a Coatepec 351
El Haya, Xalapa 91070
Veracruz, México.
E-Mail: patricia.rojas@inecol.mx

Abstract

Most of Mexican coastal dunes from the Gulf of Mexico have been severely disturbed by human activities. In the state of Veracruz, the La Mancha Reserve is a very well preserved coastal community of sand dunes, where plant successional gradients are determined by topography. In this study we assessed species richness, diversity and faunal composition of ant assemblages in four plant physiognomies along a gradient of plant succession: grassland, shrub, deciduous forest and subdeciduous forest. Using standardized and non-standardized sampling methods we found a total of 121 ant species distributed in 41 genera and seven subfamilies. Grassland was the poorest site (21 species) and subdeciduous forest the richest (102 species). Seven species, with records in $\geq 10\%$ of samples, accounted 40.8% of total species occurrences: *Solenopsis molesta* (21.6%), *S. geminata* (19.5%), *Azteca velox* (14%), *Brachymyrmex* sp. 1LM (11.7%), *Dorymyrmex bicolor* (11.2%), *Camponotus planatus* (11%) and *Pheidole susannae* (10.7%). Faunal composition between sites was highly different. Nearly 40% of all species were found in a single site. In all sites but grassland we found high abundances of several species typical of disturbed ecosystems, indicating high levels of disturbance. A species similarity analysis clustered forests in one group and grassland and shrub in another, both groups separated by more than 60% of dissimilarity. Similarity of ant assemblages suggests that deciduous and subdeciduous forests represent advanced stages of two different and independent successional paths.

Introduction

Ants are social insects with important ecological functions. They influence ecosystems through soil bioturbation (Lobry de Bruyn & Conacher, 1990), predation of invertebrates (Gotwald, 1995) and mutualistic interactions with hundreds of plant species (Jolivet, 1996). Due to their high diversity, numerical and biomass dominance (Fittkau & Klinge, 1973, Brown, 2000) and sensitivity to environmental changes (Andersen, 1995), ants constitute an ideal group to inquire about patterns in community characterization. Coastal dunes are complex and very dynamic environments that have been shaped by biological and physical processes like water and wind action (McLachlan, 1991). Its high environmental heterogeneity is determined by distinct landforms and different plant communities (Martínez et al., 2004).

Ant communities from coastal environments have been

poorly studied. However, the importance of these ecosystems for conservation of ants has been recently recognized (Howe et al., 2010). Communities from temperate and tropical coastal ecosystems are markedly different. In general, ant communities from temperate marine coasts have a low number of species and, independently of the number of sites included in a given locality, the number of species never surpass two dozen. For example, Boomsma and De Vries (1980) in The Netherlands recorded only three species in sparsely vegetated sand dunes and grasslands, whereas studies in successional gradients from pioneer vegetation to mature forests carried out in Finland (Gallé, 1991) and Spain (Ruano et al., 1995), recorded 19 and 24 species respectively. In temperate dunes, species richness, abundance and equitability increases along vegetation succession, with higher values being found in sites with a more dense plant cover (Boomsma & Van Loon, 1982; Ruano et al., 1995). Positive correlations have also been observed between



composition of ant assemblages and a more complex habitat (Boomsma & Van Loon, 1982). These attributes of ant assemblages, however, are relatively independent of diversity and composition of vegetation, suggesting that in temperate coastal systems, plant succession stages are not coordinated with successional stages of ant communities (Gallé, 1991).

In tropical coastal dunes the number of ant species is more variable. Studies in comparable vegetation mosaics, recorded from 22 to 92 species in Cuba (Fontenla, 1993, 1994), Mexico (Durou et al., 2002), and Brazil (Bonnet & Lopes, 1993; Texeira et al., 2005; Vargas et al., 2007; Cardoso et al., 2010). In these systems species richness varies between habitats, with higher values being found in more complex and heterogeneous habitats (Fontenla, 1993; Durou et al., 2002; Vargas et al., 2007). Faunal composition is another attribute of tropical coast ant assemblages that strongly varies with the type of vegetation (Fontenla, 1993; Cardoso et al., 2010) and plant cover (Durou et al., 2002).

Most of natural undisturbed coastal dunes of the Mexican littoral zone of the Gulf of Mexico have disappeared due to extensive farming management, human settlements and touristic activities (Moreno-Casasola, 2006). However, the state of Veracruz still harbors some well-preserved sites of coastal dunes that can enter inland up to 3 km. One of these sites is found within the Ecological Reserve of the Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA). In the dunes of La Mancha environmental gradients related to the force of the wind, sand movement, and depth of water table (ultimate mediated by topography), determine the establishment of different plant communities (Moreno-Casasola & Vázquez, 2006). In this zone the vegetation follows a successional gradient, from pioneer plants and grasslands growing on the beach and young dunes, to deciduous and subdeciduous tropical forests established on older dunes. This last community constitutes the last remnant of this kind of forest in the Gulf of Mexico growing in sandy soils (Moreno-Casasola & Travieso, 2006).

Several studies of ants have been conducted at La Mancha, including numerous aspects of plant-ant interactions (Rico-Gray, 1989, 1993; Mehlreter et al., 2003), evaluation of some invasive ants (Fragoso & Rojas, 2009), records in checklists (Rojas 2001, 2011) and taxonomical studies (Mackay et al., 2004). So far, no studies characterize the complete ant community in any vegetation type of this site have been published.

The main objective of our study was to describe the ant communities of La Mancha in four types of vegetation that represent a gradient of plant succession on coastal dunes. Communities were characterized considering species richness, diversity, abundance and species composition. We hypothesized that richness and diversity would increase along the vegetation successional gradient; that each stage will have different faunal composition, and that differences will be higher between early and late successional stages.

Material and methods

Study area

The study area is located at the Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) in the coast central region of Veracruz State (96°22'40" W; 19°36'00" N) with an altitudinal range of 0-80 m elevation. The CICOLMA field station covers a total area of 83 ha. The zone is geologically young, shaped by Miocene volcanic activity and by Quaternary deposits (Geissert, 1999). The weather is characterized by an annual average temperature of 25°C and an annual precipitation of 1500 mm, with the large amount of rains (78%) occurring during the rainy season of June-September. Soils are unstructured luvic and calcareous arenosols (Travieso & Campos, 2006).

Sampling sites were established on four different successional stages of coastal dune vegetation: grassland, shrub, deciduous forest and subdeciduous forest (Fig 1). Grasslands and shrubs are found in semi stabilized dunes, with grasslands being found in upper dry parts of the dunes and shrubs on humid depressions, where water table is higher. Tropical forests grow over stabilized dunes with subdeciduous forests being established on flat sites or sites with level relief, and deciduous forests located on more steep sites (Moreno-Casasola & Travieso, 2006).

Grassland (G), (Fig 1A) - With a plant cover of nearly 40%, this community includes grasses and short shrubs that alternate with open spaces of bare sand. Common species are *Trachypogon plumosus* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Nees, *Andropogon glomeratus* (Walter) B.S.P. and *Chamaecrista chamaecristoides* (Colladon) Greene (Moreno-Casasola & Travieso, 2006).



Fig 1. La Mancha plant physiognomies sampled in this study. A - Grassland, B - Shrub, C - Deciduous forest, D - Subdeciduous forest.

Shrub (S), (Fig 1B) - Medium size (2-3 m high) closed canopy shrub with a plant cover of 80% and with some isolated trees. Predominant species are shrubs *Randia laetevirens* Standl., *Pluchea odorata* (L.) Cass. and *Mimosa chaetocarpa* Brandeg. (Moreno-Casasola & Travieso, 2006).

Deciduous forest (DF), (Fig 1C) - Trees reach 12m height, with many deciduous species. Most common species are *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Coccoloba barbadensis* Jacq. and *Ocotea cernua* (Nees) Mez. The understory stratum is dominated by *Crossopetalum uragoga* (Jacq.) Kuntze, *Chiococca alba* (L.) Hitchc. and *Randia aculeata* L.; grasses and herbs are almost absent (Castillo, 2006).

Subdeciduous forest (SF), (Fig 1D) - The canopy (>20m height) is dominated by *Brosimum alicastrum* Sw., *Ficus cotinifolia* Kunth, *Cedrela odorata* L. and *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., whereas the lower canopy (6-15 m) is characterized by *Erithroxylum havanense* Jacq., *Nectandra salicifolia* (Kunth) Nees and *Ocotea cernua*. The species *Crossopetalum uragoga*, *Schaefferia frutescens* Jacq. and *Hippocratea celastroides* Kunth predominate in the shrub stratum (Castillo, 2006).

Ant sampling

Our sampling was performed only in one plot per vegetation type (no replicates); however we consider that the amount of traps and eight different sampling methods made this study valid for site comparisons.

Standardized sampling (SS). Sampling of grassland, deciduous forest and subdeciduous forest was performed during 1992 whereas shrub was sampled two years later (1994). In each site, a 20x20m (400m²) plot was delimited and located at least 30m inside the respective vegetation type; the plot was a grid each five meters. Sampling was made in the dry (May) and rainy (October) seasons. A total of 588 samples were obtained, using the following standardized sampling methods:

Pitfall traps (based on Greenslade, 1964) (200 traps) - In each site and plot 25 plastic container traps were set at distances of five meter intervals in a grid pattern. Each container, with a volume of 250 ml and a diameter of 8 cm, was buried at ground level and filled 3/4 with 70% ethanol and a small quantity of commercial detergent. Traps remained in the field five days.

Subterranean baits (200 baits) - Following the same grid pattern, 25 subterranean baits were set in each site and plot. Each bait was buried at 20-30 cm depth, inside a plastic vial of 5 ml volume and with several holes in the walls (Mackay & Vinson, 1989); tuna fish and a mixture of honey and oatmeal were used as bait. Traps were left buried for 48 hours.

Surface baits (72 baits) (see Bestelmeyer et al., 2000) - In each site and plot nine surface (three per row) baits were placed along three parallel rows separated 10 meters. In each row baits were separated 10 m each. A teaspoon of bait (the same type used in subterranean sampling) was placed within a

10cm diameter plastic Petri dish, deposited aboveground and left for 5 hours (from 10:00 to 15:00 h). Attracted ants were collected at one hour intervals.

Arboreal baits (70 baits) - This method was used only in the two forests, because trees were nonexistent or very scarce in G and S plots, respectively. Baits (same type used in former methods) were placed inside plastic containers of 150ml and tied at 1.5m height in different tree species with a minimal diameter of 20cm. Baits were left for 5 hours (from 10:00 to 15:00h); attracted ants were collected at one hour intervals. Twenty arboreal baits were placed in DF and 15 in SF.

Leaf-litter samples (30 samples) (see Bestelmeyer et al., 2000) - This method was used in all sites except G, where no litter stratum was found. In each site five samples of litter (1m²) were collected and processed with Berlese funnels until the litter was dry. Samples were taken from the center and two meters inside the four corners of each plot.

Hand sampling (16 samples) - In all sites, search and capture of ants was performed by two persons during 4h (8 hours per site). Sampling included vegetation (epiphytes, foliage and hollow stems) and soil (litter, first centimeters of soil and within and under decaying logs).

Non standardized sampling (NSS). It refers to any sample of ants obtained out of the SS protocol by hand sampling.

Ants were identified to genus level using Bolton (1994); species were determined using specialized publications and revisions or by comparison with reference material from the ant collections of W.P. Mackay and the Laboratorio de Invertebrados del Suelo (INECOL, Xalapa). Voucher specimens of all species were deposited in the latter Collection. Nomenclature follows Bolton et al. (2007).

Data analysis

Seasonality - Differences in the number of species captured in rainy and dry season were analyzed with parametric t-test for dependent samples (when normality was fitted) and nonparametric Wilcoxon matched pair test. Analyses were performed for each site and the following SS methods: pitfall traps, subterranean baits, surface baits and arboreal baits. All these tests were performed using STATISTICA (Statsoft, 1999). Seasonality differences for a given site (SS + NSS samples) were compared considering 95% confidence intervals derived from rarefaction curves (Mao Tau, EstimateS program version 9, Colwell, 2013).

Abundance - In order to avoid over estimation of those species with large foraging areas or legionary habits, abundance was calculated as presence/absence data (occurrence) from SS samples. For a given species, abundance was calculated as frequency of occurrence ($FO = \frac{n_i}{N} \times 100$, where n_i is the number of samples where species i was found, and N is the total number of samples). The number of occurrences in samples was considered as an indirect measure of the relative

abundance of each species in each site (Gottelli & Colwell, 2011) and can be used to estimate abundance distribution of species along gradients (Andersen, 1997).

Species richness and diversity - Considering SS data, species accumulation curves were generated as rarefaction curves (Mao Tau) and compared to estimated richness (Chao 2 estimator) (Gotelli & Colwell, 2011) using EstimateS program (version 9, Colwell, 2013). Diversity was calculated using Shannon and Simpson indices; differences between vegetation types were evaluated using the t-tests of Hutcheson (1970) and Brower et al. (1998) for, respectively, Shannon and Simpson indices. These analyses were performed using PAST program (version 3, Hammer et al., 2001).

Similarity - Similarity of the four sites was calculated following two approaches. In the first one a hierarchical similarity analysis of sites was made with the presence/absence data (SS and NSS sampling) of each species in each site (121 species per four sites). Variables were associated and clustered using Kulezinski index (incidence-based) and UPGMA, respectively and represented as a similarity dendrogram; these analyses were performed using PATN software (Belbin, 1989). Incidence-based Sorensen index was also calculated for comparative purposes. In the second approach we used FO of each species obtained from SS sampling. The resultant species per site matrix (97 x 4) was analyzed using the Morisita-Horn index (abundance-based), from EstimateS (version 9, Colwell, 2013).

Vertical distribution - Each species was assigned to one

of the following vertical categories: soil only, vegetation only, both. Assignment was made considering the more frequent localization of nests (personal observations) and by consulting natural history information available in current literature.

Results

Considering that no significant differences in number of species were found between dry and rainy seasons for all sites and sampling methods, except for pitfall trap data from G and SF (see Table 1), and that similar numbers of species were collected during dry and rainy seasons (78 and 77 species, respectively) our results correspond to clumped data from both seasons. In the four sites 121 ant species of 41 genera and seven subfamilies were found. With the standardized sampling 97 species (80.2% of total) were obtained from 1440 species occurrences from all sites; the remaining 24 species were captured using non standardized sampling. Subfamilies with more species were Myrmicinae (57 species) and Formicinae (23); the genera with more species were *Camponotus* (16 species), *Pheidole*, *Pseudomyrmex* (14 each), *Solenopsis* and *Crematogaster* (5 each) (Appendix 1).

The following seven species, with records in $\geq 10\%$ of samples, accounted for 40.8% of total species occurrences: *Solenopsis molesta* (21.6%), *S. geminata* (19.5%), *Azteca velox* (14%), *Brachymyrmex* sp. 1LM (11.7%), *Dorymyrmex bicolor* (11.2%), *Camponotus planatus* (11%) and *Pheidole susannae* (10.7%). Twenty eight species (23%) were repre-

Table 1. Average values and standard deviations (in brackets) in the number of ant species found in dry (x_d) and rainy (x_r) seasons at La Mancha with four standardized sampling methods (SS). The last column shows values (and 95% confidence intervals) including all species in dry (N_d) and rainy (N_r) seasons collected by SS and non-standardized methods, NSS. Significant differences between seasons are in bolds (ns = no significant differences).

	Pitfall (t-test)	Subterranean (Wilcoxon)	Superficial (t-test)	Arboreal (Wilcoxon)	SS + NSS
Grassland	$X_d=3$ (1.6) $X_r=1.6$ (1.3) n=25 $P=0.0007$	$X_d=0.52$ (0.59) $X_r=0.6$ (0.65) n=25 ns	$X_d=2.3$ (1) $X_r=2.1$ (1.3) n=9 ns	Not used	$N_d=14 \pm 5.1$ $N_r=10 \pm 3.6$
Shrub	$X_d=6.2$ (1.7) $X_r=6.4$ (2.5) n=25 ns	$X_d=0.16$ (0.37) $X_r=0.2$ (0.41) n=25 ns	$X_d=3.8$ (1.5) $X_r=3.8$ (1.3) n=9 ns	Not used	$N_d=29 \pm 6.3$ $N_r=38 \pm 8.4$
Deciduous forest	$X_d=2.7$ (1.6) $X_r=2.5$ (1.3) n=25 ns	$X_d=0.88$ (0.53) $X_r=0.80$ (0.41) n=25 ns	$X_d=4.1$ (1.7) $X_r=4.7$ (1.7) n=9 ns	$X_d=1.9$ (1.1) $X_r=2$ (1) n=20 ns	$N_d=26 \pm 8.5$ $N_r=34 \pm 8.6$
Subdeciduous forest	$X_d=2.5$ (1.7) $X_r=4.2$ (1.5) n=25 $P=0.001$	$X_d=0.36$ (0.76) $X_r=0.44$ (0.58) n=25 ns	$X_d=3.8$ (1.9) $X_r=3.2$ (1.6) n=9 ns	$X_d=1$ (0.8) $X_r=2$ (1.6) n=15 ns	$N_d=50 \pm 8.8$ $N_r=44 \pm 9.5$

sented only by a single record.

Species richness - When considering only standardized sampling (SS), G was the site with the lowest species richness (15 species) whereas SF forest was the richest (62). DF and S presented an intermediate value of richness (42 species each). Estimates of expected species richness for each site (Chao2 richness estimator) showed that G was the best sampled site (77% of expected number of species), followed by SF and DF (64 and 59%, respectively). S turned to be the worst sampled site (56%) (Fig 2 and Table 2). When species captured with non-standardized sampling (NSS) are added, sites followed the same order of species richness, although percentages of increase varied for each site. Species richness values of G and SF were closer to those predicted by Chao2 index, even exceeding the estimated total number of species (Table 2).

Abundance - The lowest number of occurrences was found in G (197, 13.7% of total). S was the site with the highest number of occurrences (454, 31.5% of total); however, only with pitfall traps data was this value significantly different from the other sites (ANOVA, $F_{3,196}=52.88, P < 0.0001$, Tukey HSD test; $X_{G_s}=6.30, SE_{G_s}=0.31; X_{D_s}=2.34, SE_{D_s}=0.22; X_{S_s}=2.60, SE_{S_s}=0.21; X_{SF_s}=3.32, SE_{SF_s}=0.25$). The two forests showed intermediate occurrences values (deciduous: 393, 27.3%; subdeciduous: 396, 27.5%).

On the basis of the five most abundant species from each site (Table 3) communities were very different. Noteworthy in G these five species, characterized by the presence of three *Dorymyrmex* species, were not found in the two forests. Al-

though *Dorymyrmex* sp. aff. *flavus* and *D. bicolor* appear also in S, they have lower abundances. In G and S these five species accounted for 82.7% and 45.8% of species occurrences, respectively. In DF this group represented 56.5%, with the arboreal *Azteca velox* the more abundant species. In SF forest this group includes only ground ants which accounted 47.7%, with four of these species characteristic of disturbed places. *Solenopsis geminata* and *S. molesta* always appear in S, DF and SF among the five more abundant species.

Diversity - As expected, lower and higher diversity values were respectively observed in G and SF; however, diversity in S was higher than in DF (Shannon and Simpson indices, Table 4). In paired comparisons, all sites significantly differ in Shannon and Simpson indices (Table 5), excepting differences between S and SF with Simpson index. Rank abundance plots (Fig 3) also indicate that G was the less diverse assemblage (higher slope and shorter line) and that SF was the more diverse. Even that S and DF forest had the same number of species (SS sampling) the curve of S had a less steep slope indicating a higher evenness in the abundance of their species. Long curves observed in SF, DF and S reflect presence of many species with very low abundances.

Faunal composition - Appendix 1 (SS and NSS data) show the list of all species found at La Mancha, suggesting at first glance strong differences in faunal composition between sites. A similarity analysis of species presence/absence (Kulczinski index) clustered forests in one group and G and S in another, both groups being separated by more than 60%

Table 2. Observed (SS and SS+NSS) and estimated (Chao2) species richness of ants in the four sites. SS= standardized sampling; NSS= non standardized sampling.

	SS	SS+NSS	Chao2
Grassland	15	21	19.5
Shrub	42	47	74.7
Deciduous forest	42	50	70.9
Subdeciduous forest	62	102	96.3
Total	97	121	

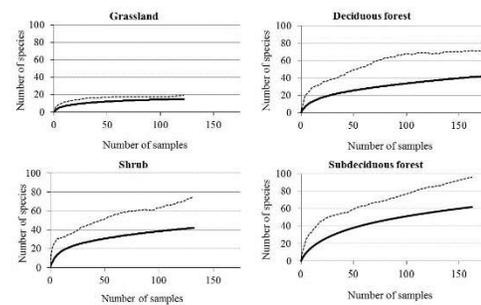


Fig 2. Species accumulation curves of ant species for each site. Solid lines correspond to rarefaction curves (Mao Tau) of observed species richness; dashed lines correspond to Chao2 predicted species richness.

Table 3. Abundance expressed as percentage of occurrences in samples (FO) of the five most important ant species in each site (in bold). FO values of these species in the other sites are shown for comparison; a dash means absence of species. G = Grassland; S = Shrub; DF = Deciduous forest; SF = Subdeciduous forest.

	G (N=122)	S (N=132)	DF (N=172)	SF (N=162)
<i>Azteca velox</i>	-	5.3	40.7	3.7
<i>Dorymyrmex bicolor</i>	42.6	10.6	-	-
<i>Dorymyrmex smithi</i>	22.9	-	-	-
<i>Dorymyrmex</i> sp. aff. <i>flavus</i>	10.6	0.7	-	-
<i>Forelius pruinosus</i>	19.7	15.1	-	-
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	37.7	9.1	5.1	0.6
<i>Camponotus planatus</i>	1.6	13.6	22.7	3.7
<i>Monomorium ebeninum</i>	-	43.9	-	-
<i>Pheidole punctatissima</i>	-	-	1.2	23.4
<i>Pheidole</i> sp. 11LM	-	23.5	-	5.5
<i>Pheidole</i> sp. 5LM	-	-	18.6	1.8
<i>Pheidole susannae</i>	-	5.3	-	34.6
<i>Solenopsis molesta</i>	0.8	29.5	30.8	21.0
<i>Solenopsis geminata</i>	8.2	39.4	16.3	15.4
<i>Tetramorium spinosum</i>	-	21.2	-	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0.8	-	7.0	22.2

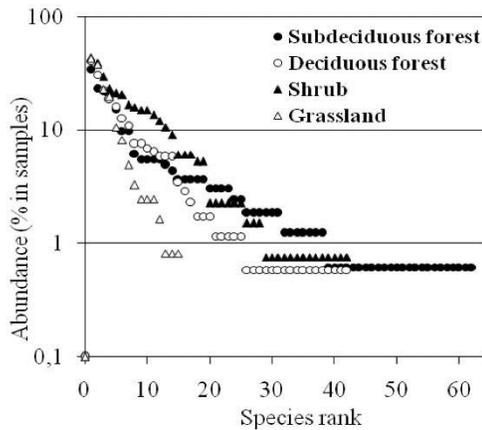


Fig 3. Rank-abundance plot of ant species in each site. Abundance is expressed on a log scale.

of dissimilarity (Fig 4). Similar results were obtained when similarity was calculated with Sorensen index (Table 5). Conversely, the Morisita-Horn index indicated a higher similarity of DF and SF with S, leaving G as an isolated site. The number of species considered in Morisita analysis was lower, because abundance data was obtained from standardized sampling only (Table 5).

Table 4. Ant diversity of the four sites studied obtained with two diversity indices. Data from standardized sampling (SS).

	Shannon (H')	Simpson (1/D)
	Mean (SD)	Mean (SD)
Grassland	2.06 (0.06)	6.09 (0.04)
Shrub	3.06 (0.04)	16.30 (0.09)
Deciduous forest	2.89 (0.05)	12.29 (0.09)
Subdeciduous forest	3.35 (0.06)	17.92 (0.17)

Site specificity - At La Mancha 48 ant species (ca. 40% of total) were found in a single site. SF had the largest number of exclusive species (39, 32.2%), whereas DF and S had four exclusive species each (3.3%) and G only one species (0.8%). In contrast number of ubiquitous species (those found in all sites) was very low. Only six species (5%) were found in the four vegetation types: *Brachymyrmex* sp. ILM, *Camponotus planatus*, *C. atriceps*, *Cyphomyrmex rimosus*, *Solenopsis geminata* and *S. molesta* (Appendix 1).

Vertical distribution - Soil-nesting species (69, 57%) dominated over plant-nesting species (48, 40%), with only four species nesting in both strata (3%) (Appendix 1). Five species in G were plant-nesting ants, but were low in abundance, and always captured with pitfall traps and soil baits; the remaining species (17, 76%) were soil dwellers. In S, very similar numbers of species nesting in soil (23, 49%) and vegetation (22, 47%) were found, with two species nesting in both strata (4%). A similar situation was observed in DF, 23

species (46%) nesting in soil, 25 (50%) in vegetation and two species (4%) in both strata. Finally SF forest had, respectively, 56 (55%) and 42 (41%) soil and plant-nesting species, with four species (4%) inhabiting both strata.

Discussion

In order to capture as many species as possible, ant communities were sampled in two seasons. Sampling was not designed with the aim to compare seasonal patterns.

Accordingly, we conducted some statistical tests to confirm that all the SS data can be grouped. In general no significant differences were observed between rainy and dry season in the amount of species per sampling method and by site, excepting pitfall traps of G and SF. This can be explained by the dependence of this method on the foraging activity of ants (Bestelmeyer, 2000).

Total species richness - The number of ant species en-

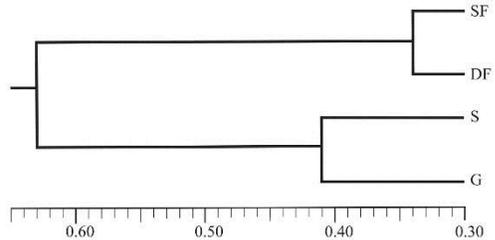


Fig 4. Similarity between sites in function of presence/absence of ant species. Scale shows values of dissimilarity (Kulczynski index). G = grassland, S = shrub, DF = deciduous forest, SF = subdeciduous forest.

countered in the four vegetation types studied at La Mancha was notably high, considering the relatively small area of the reserve (83ha, Moreno-Casasola & Monroy, 2006). Moreover, this number of species (121) make up nearly 34% of the total number of species recorded in the state of Veracruz (Rojas, 2011) and 13.7% of all Mexican ant species (Vázquez-Bolaños, 2011). Comparatively, similar studies completed in tropical coastal ecosystems recorded lower values of species richness. For example in the Brazilian "restinga" Cardoso et al. (2010) reported 71 species along one transect of 6.5 km length, whereas Vargas et al. (2007) recorded 92 species; similarly in Mexico Durou et al. (2002) found 96 species. The highest values found at La Mancha can be explained because our study included two well-developed tropical forests. In spite that Vargas et al. (2007) also sampled a tropical forest, their ant richness values were still lower than in La Mancha.

Species richness and diversity along the vegetation gradient - The four studied sites represent a successional plant gradient established on sand dunes, which also entails the stabilization of dunes. Accordingly, the grassland with 21 ant species and low diversity values, represent the first stage in dune succession and it is the less complex environment with

Table 5. Species similarity values between grassland (G), shrub (S), deciduous forest (DF) and subdeciduous forest (SF), calculated with three indices. Diversity differences between sites are also indicated: †= significant differences ($P < 0.005$) comparing Simpson index (Brower et al., 1998). *= Significant differences ($P < 0.01$) comparing Shannon index (Hutchinson, 1970).

	Kulczynski	Sorensen	Morisita-Horn
G vs S†*	0.41	0.50	0.25
G vs DF†*	0.76	0.20	0.09
G vs SF†*	0.65	0.19	0.05
S vs DF†*	0.63	0.37	0.39
S vs SF*	0.49	0.44	0.34
DF vs SF†*	0.34	0.58	0.37

only herbaceous vegetation alternating with areas of bare sand. In addition no litter layer exists and temperature differences between high and low coverage sites can be up to 11°C (Moreno-Casasola & Travieso, 2006); thus scarcity of nesting sites for ants is not only restricted to vegetation, but also occurs in the soil. Non structured sandy soils represent an unstable substrate for ants, and they would need to frequently reconstruct nest chambers and galleries (Lubertazzi & Tchinkel, 2003). The higher diversity and number of species (42) in the shrub zone, the second successional stage, can be explained by the presence of both herbs and bushes. These strata produce a litter layer that, even scarce as it was, offers suitable microsites for the arrival and settlement of more ant species.

The two forests correspond to last successional stages, and although they have a well-developed arboreal, bush and litter strata, their plant diversity and environmental conditions are not the same (Castillo, 2006) as was indicated by ant diversity and species richness. By being located in upper and steep places of stabilized dunes, deciduous forest is more exposed to wind, with a higher water runoff, and is consequently dryer. This translates into less plant cover, smaller tree height and fewer epiphytes. Conversely the subdeciduous forest is located in a more humid flat and wind protected place; this causes a higher plant cover, taller trees and more epiphytes (Novelo, 1978). Correspondingly, the more stable subdeciduous forest harbor twofold ant species richness (102 species) than the stressed deciduous forest (50).

It is widely recognized that in most of habitats, plant communities determine the physical structure of environment and therefore have a strong influence over the distribution and interactions of animal species (Lawton, 1983; Rosenzweig, 1995; Tews et al., 2004). Several studies completed in temperate coastal dunes (Boomsma & Van Loon, 1982; Dauber and Wolters, 2005) and in tropical Brazilian "restinga" (Vargas et al., 2007) have shown that more heterogeneous environments correspond to late successional stages and harbor a more diverse fauna and a higher species rich ant communities. In general all of these studies conclude that this pattern is due to the higher amount of microhabitats and microclimates that in turn produces more availability of food and nest sites. The results

of this study partially support our original hypothesis related to an increase of ant species richness along the plant successional gradient (G→S→DF→SF). Sites with the lower and higher species richness were, respectively, G and SF; however no significant differences in species richness were observed between the intermediate gradient stages, with estimated richness (Chao 2) very similar in S and DF, and even higher in the former. Diversity values showed also the same pattern.

On the basis of these results we propose that plant succession at La Mancha has not been unidirectional, but that two independent paths have occurred after the development of shrubs from grasslands: the first path would be the successional change of shrubs into deciduous forest (S→DF) in more stressed environmental conditions; alternatively the second path would be the change of shrubs towards subdeciduous forest (S→SF) in more stable environments.

Faunal composition - Through coastal plant succession, faunal composition of ant assemblages varies between temperate and tropical ecosystems. In temperate sites, species assemblages are very similar across vegetation physiognomies, as it has been shown by studies in coastal dunes (Gallé, 1991; Ruano et al., 1995) and grasslands (Zorilla et al., 1986; Dauber & Wolters, 2005). Independently of the successional stage, ant assemblages from these sites have not shown different number of species; instead the abundances of each species changes across the gradient. On the other hand, ant communities from tropical ecosystems show larger differences across vegetation successions. At La Mancha, the four studied vegetation types presented different species assemblages as has been observed in other coastal dune vegetation studies (Fontenla, 1993; Durou et al., 2002; Cardoso et al., 2010).

Considering its faunal composition the studied sites were divided into two separated groups. The first group included sites of earlier stages of succession (G and S) whereas the second one grouped the two forests (DF and SF) corresponding to late successional stages. From the point of view of vegetation, at La Mancha grasslands and shrubs also comprises a well differentiated group from deciduous and subdeciduous forests, sharing only 14% of plant species (Castillo & Travieso, 2006). Ant membership in the first group was defined by the share of eight species typical of dry environments, in spite of differences in the number of species. Among them *Dorymyrmex bicolor* and *Forelius pruinosus* are well adapted to xeric conditions and nest and forage on the soil of sunny sites, especially in grasslands (Shattuck, 1992). *Tetramorium spinosum* was another shared species widely distributed in arid zones of Mexico, that also nest in exposed soil (Rojas & Fragoso, 1994). Although they nest only in S, other shared species such as *Atta cephalotes* and *Crematogaster crinosa* were found foraging in both G and S habitats; this foraging strategy has been also recorded in other coastal environments, where ants living in adjacent forests use dunes and beaches as foraging areas (Ruano et al., 1995). The remaining two species shared by G and S were *Pseudomyrmex brullei* and *P. ejectus* which

have been reported occurring sympatrically and nesting in dead twigs of woody and herbaceous plants (Ward, 1985). We were unable to find nests of these species, but we observed them foraging in soil and plants at both sites. It remains to be demonstrated whether or not these species are adapted to live in harsh environments. Each site, nevertheless, has some exclusive species. Whereas G has only one unique species, the abundant ant *Dorymyrmex smithii* which nests under dead stems of grasses, S had four exclusive species (*Neivamyrmex rugulosus*, *Nesomyrmex wilda* and two unidentified *Pheidole*), all very low in abundance.

The second group clustered both forests on the basis of 27 shared species (see Appendix 1). The presence of a well-developed arboreal stratum determines that more than 50% of these species nest in trees.

In spite of their faunal similarities, both forests were separated by species richness and by the amount of exclusive species. While SF contained 39 exclusive species (38% of their 102 species), in DF only four species (all low abundant) were exclusive (8% of their 50 species). Thus, ant fauna of DF can be considered as an impoverished subset of SF with more microhabitats available to ants.

Interestingly in all sites, but G, ants typical of disturbed environments were found in high abundances. This was the case of *Solenopsis molesta*, a generalist soil-nesting species (Mackay & Mackay, 2002), *S. geminata*, commonly found in disturbed ecosystems of the Neotropics, and which have been found even penetrating tropical forests (Risch & Carroll, 1982; Taber, 2000), and *Pheidole susannae* which has been reported in disturbed habitats throughout the Neotropics (Wilson, 2003).

Unexpectedly, the higher number of ant species associated to disturbance was recorded in SF, currently considered as a functional forest in the last stages of succession (Castillo, 2006). An explanation of this finding could be related that in the past botanists recognized this site as a strongly disturbed secondary forest (Novelo, 1978); moreover Gomez-Pompa (as cited in Paradowska & Moreno-Casasola, 2006) suggests that presence of useful trees is an indication that this forest underwent high disturbances in the past, even being used as orchard by prehispanic people.

Vertical distribution - Our results showed that 97% of species were found associated with a single vertical stratum (soil or vegetation) in agreement with other studies which show a high vertical segregation in ants (Bruhl et al., 1998; Yanoviak & Kaspari, 2000). In the three sites with developed plant strata, vertical segregation was nearly 50%. Considering that in our sampled forests canopy ants were under-sampled, this proportion should change once a detailed sampling of canopy is undertaken. Remarkably, the only four species found nesting both in soil and vegetation were tramp and/or invasive species: *Paratrechina longicornis*, *Pheidole punctatissima*, *S. geminata* and *Tetramorium bicarinatum* (Kempf, 1972; McGlynn, 1999; Wetterer, 2009).

Conclusions

Ant communities of tropical coastal environments have been, compared to other ecosystems, poorly studied in spite of their fragility and high risk of change due to climate change. In Mexico this is the first study that characterized ant communities in this kind of ecosystem. Considering that this country will probably be greatly affected in the future by climate change (International Panel for Climate Change [IPCC], 2013), we expect that patterns obtained in this study will constitute a base line to evaluate future changes. Although no continuous plant studies have been conducted in forests and shrubs, information is available on the changes that have occurred in dune grasslands over the last 20 years (Alvarez-Molina et al., 2012). This period of time corresponds to the time elapsed since we sampled these ant communities. Considering that after 20 years dune grasslands have a higher coverage and more plant species typical of shrubs (Alvarez-Molina et al., 2012), we expect to find a similar trend in ant communities.

We can also anticipate that no large changes will be observed in the two forests, as far as it seems that both ecosystems represent advanced stages in a successional process (Castillo, 2006). Changes in abundance of invasive ants however, could significantly influence species richness as it has been observed in other ecosystems (McGlynn, 1999). In this regard the recent record of tramp species *Monomorium pharaonis* (pers. obs.) should be monitored. Considering that SF harbor more than 84% of ant species richness of La Mancha, and that it constitutes the last remnant of subdeciduous forest in the Mexican gulf coasts (Moreno-Casasola & Travieso, 2006) monitoring should be focused mainly at this site.

Acknowledgments

To all the staff of the Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) for all its support. To Araceli Cartas, Julián Bueno and Griselda Camacho for their invaluable aid in the field. To María Luisa Castillo for donating ant specimens. Antonio Angeles and Martín de los Santos help with the elaboration of data sheets and preparation of figures. Finally we acknowledge two anonymous reviewers for their comments and suggestions that highly improved the manuscript.

References

- Alvarez-Molina, L.L., Martínez, M.L., Pérez-Maqueo, O., Gallego-Fernández, J.B. & Flores, P. (2012). Richness, diversity, and rate of primary succession over 20 years in tropical coastal dunes. *Plant Ecology*, 213: 1597-1608. doi: 10.1007/s11258-012-0114-5.
- Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant-life forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22: 15-29.

- Andersen, A.N. (1997). Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24: 433-460.
- Belbin, L. (1989). PATN, Technical Reference. CSIRO, Division of Wildlife and Ecology, P.O. Box 84, Lynham, ACT, 2602. 167 p.
- Bestelmeyer, B., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr W.L., Delabie, J.H. & Silvestre R. (2000). Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. In D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz (eds.), *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (pp. 122-144). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Bolton, B. (1994). Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge: Harvard University Press, 22 p.
- Bolton, B., Alpert G., Ward P.S. & Naskrecki, P. (2007). *Bolton's catalogue of ants of the world 1758-2005. (Compact Disc Edition)*. Cambridge: Harvard University Press.
- Bonnet, A. & Lopes, B.C. (1993). Formigas de dunas e restingas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, SC (Insecta: Hymenoptera). *Biotemas*, 6: 107-114.
- Boomsma, J.J. & de Vries, A. (1980). Ant species distribution in a sandy coastal plain. *Ecological Entomology*, 5: 189-204.
- Boomsma, J.J. & Van Loon, A.J. (1982). Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *Journal of Animal Ecology*, 51: 957-974.
- Brower, J.E., Zar, J.H., & von Ende, C.N. (1998). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill, Boston, 237 p.
- Brown, W.L. (2000). Diversity of ants. In D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz (eds.), *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (pp. 45-79). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Bruhl, C., Gunsalam, G. & Linsenmair, E. (1998). Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 285-297.
- Cardoso D.C., Sobrinho, T.G. & Schoederer, J. H. (2010). Ant community composition and its relationship with phytophysiology in a Brazilian Restinga. *Insectes Sociaux*, 57: 293-301. doi: 10.1007/s00040-010-0084-3.
- Castillo, G. (2006). Las selvas. In P. Moreno-Casasola (Ed.), *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 221-229). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Castillo, G. & Travieso, A.C. (2006). La flora. In P. Moreno-Casasola (Ed.), *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 171-204). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Dauber, J. & Wolters, V. (2005). Colonization of temperate grassland by ants. *Basic and Applied Ecology*, 6: 83-91. doi:10.1016/j.baec.2004.09.011.
- Duroy, S., Dejean, A., Olmsted, I. & Snelling, R.R. (2002). Ant diversity in coastal zones of Quintana Roo, Mexico, with special reference to army ants. *Sociobiology*, 40: 385-402.
- Fittkau, E.J. & Klinge, H. (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5: 1-14.
- Fontenla, J.L. (1993). Composición y estructura de comunidades de hormigas en un sistema de formaciones vegetales costeras. *Poeyana*, 441: 1-19.
- Fontenla, J.L. (1994). Mirmecofauna de la Península de Hicacos, Cuba. *Avicennia*, 1: 79-85.
- Fragoso, C. & Rojas, P. (2009). Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. In: G.A. Aragón, M.A. Damián & J.F. López-Olgún (Eds.), *Manejo Agroecológico de Sistemas. Vol. I.* (pp. 81-107). Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Gallé, L. (1991). Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology (Ecography)*, 14: 31-37.
- Geissert, D. (1999). Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. *Investigaciones Geográficas: Boletín del Instituto de Geografía de la UNAM*, 40: 23-47.
- Gotelli N.J. & Colwell, R.K. (2011). Estimating species richness. In A.E. Magurran & B.J. McGill (Eds.), *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (pp. 39-54). Oxford: Oxford University Press.
- Gotwald, W.H. Jr. (1995). *Army ants: the biology of social predation*. Ithaca: Cornell University Press, 302 p.
- Greenslade, P.J.M. (1964). Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 33: 301-310.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & P.D. Ryan (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Holway D.A., Lach, L., Suarez, A.V, Tsutsui, N.D & Case, T.J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 181-233. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150444.
- Howe, M.A., Knight, G.T. & Clee, C. (2010). The importance of coastal sand dunes for terrestrial invertebrates in Wales and the UK, with particular reference to aculeate Hymenoptera (bees, wasps & ants). *Journal of Coastal Conservation*, 14: 91-102. doi: 10.1007/s11852-009-0055-x.

- Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29: 151-154. doi: 10.1016/0022-5193(70)90124-4.
- International Panel for Climate Change. IPCC (2013). Fifth report. http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg1/#.UnrCrOwG_I
- Jolivet, P. (1996). *Ants and plants. An example of coevolution*. Leiden: Backhuys Publishers, 303 p.
- Kempf, W.W. (1972). Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 15: 2-345.
- Lawton, J.H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28: 23-39. doi: 10.1146/annurev.en.28.010183.000323.
- Lobry de Bruyn, L.A. & Conacher, A.J. (1990). The role of termites and ants in soil modification: A review. *Austral Journal of Soil Research*, 28: 55-93.
- Lubertazzi, D. & Tschinkel, W.R. (2003). Ant community change across a ground vegetation gradient in north Florida's longleaf pine flatwoods. *Journal of Insect Science*, 3(21): 1-17. doi: 10.1672/1536-2442(2003)003[0001:ACCAAG]2.0.CO;2.
- Mackay, W.P. & Mackay, E. (2002). *The ants of New Mexico (Hymenoptera: Formicidae)*. Lewiston: The Edwin Mellen Press, 400 pp.
- MacKay, W.P. & Vinson, S.B. (1989). A versatile bait trap for sampling ant populations. *Notes from Underground*, 3: 14.
- Mackay, W.P., Maes, J.M., Rojas, P. & Luna, G. (2004). The ants of North and Central America: the genus *Mycocepurus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science*, 4: 1-7.
- Martínez, M.L., Psuty, N.P. & Lubke, R.A. (2004). A perspective on coastal dunes. In M.L. Martínez & N.P. Psuty (Eds.). *Coastal Dunes. Ecology and Conservation* (pp. 3-10). Berlin: Springer.
- McGlynn, T.P. (1999). The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography*, 26: 535-548.
- McLachlan, A. (1991). Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments*, 21: 229-243.
- Mehlreiter, K., Rojas, P. & Palacios-Ríos, M. (2003). Moth larva-damaged giant leather-fern *Acrostichum danaeifolium* as host for secondary colonization by ants. *American Fern Journal*, 93: 49-55. doi: 10.1640/0002-8444(2003)093[0049:MLGLAD]2.0.CO;2.
- Moreno-Casasola, P. (Ed.). (2006). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México, 576 p.
- Moreno-Casasola, P. & Monroy, R. (2006). Introducción. In P. Moreno-Casasola (Ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 17-22). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Moreno-Casasola, P. & Travieso, A.C. (2006). Las playas y las dunas. In P. Moreno-Casasola (Ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 205-220). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Moreno-Casasola, P. & Vázquez, G. (2006). Las comunidades de las dunas. In P. Moreno-Casasola (Ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 285-310). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Novelo, R.A. (1978). La vegetación de la estación biológica El Morro de La Mancha, Veracruz. *Biotica*, 3: 9-23.
- Paradowska, K. & Moreno-Casasola, P. (2006). La caminera. In P. Moreno-Casasola (Ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 539-574). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Rico-Gray, V. (1989). The importance of floral and circumfloral nectar to ants inhabiting dry tropical lowland. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 173-181.
- Rico-Gray, V. (1993). Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. *Biotropica*, 25: 301-315.
- Risch S.J. & Carroll, C.R. (1982). Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology*, 63: 1979-1983.
- Rojas, P. (2001). Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*, Número especial 1: 189-238.
- Rojas, P. (2011). Hormigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). In *La biodiversidad en Veracruz. Estudio de Estado. Vol. II*. (pp. 431-439). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México.
- Rojas, P. & Fragoso, C. (1994). The ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Mapimi Biosphere Reserve, Durango, México. *Sociobiology*, 24: 48-75.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. New York: Cambridge University Press.
- Ruano, F., Ballesta, M., Hidalgo, J. & Tinaut, A. (1995). Mirmecocenosis del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (Hymenoptera: Formicidae). *Aspectos Ecológicos*. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 19: 89-107.
- Shattuck, S.O. (1992). Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 21: 1-181.
- Statsoft, Inc. *Statistica for Windows*. Tulsa, OK. 1999.
- Taber, S.W. (2000). *Fire Ants*. College Station, TX: Texas A&M University Press. 308 p.
- Teixeira, M.C., Schoederer, J.H., Nascimento, J.T. & Louzada, J.N.C. (2005). Response of ant communities to sand dune

- vegetation burning in Brazil (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, 45: 631-641.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbo, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Travieso, A.C. & Campos, A. (2006). Los componentes del paisaje. In P. Moreno-Casasola (Ed.). *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 139-150). Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.
- Vargas, A.B., Mayhé-Nunes, A.J., Queiroz, J.M., Souza, G.O. & Ramos, E.F. (2007). Efeitos de fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de restinga no Rio de Janeiro, RJ. *Neotropical Entomology*, 36: 28-37. doi 10.1590/S1519-566X2007000100004.
- Vázquez-Bolaños, M. (2011). Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana*, 18: 95-133.
- Ward, P.S. (1985). The Nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 209-246.
- Wetterer, J.K. (2009). Worldwide spread of the penny ant, *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 54: 811-830.
- Wilson, E.O. (2003). *Pheidole* in the New World. A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus. Cambridge: Harvard University Press. 794 p.
- Yanoviak, S. P. & Kaspari, M. (2000). Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, 89: 259-266. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.890206.x.
- Zorilla, J.M., Serrano, J.M., Casado, M.A., Acosta, F.J. & Pineda, F.D. (1986). Structural characteristics of an ant community during succession. *Oikos*, 47: 346-354.



Appendix 1. Number of records in samples of each ant species in the four sites studied at La Mancha. The total number of samples are included in brackets. * = species captured with non-standardized sampling (NSS). v = nesting in vegetation; s = nesting in soil; vs = nesting in vegetation and soil.

Species list	Grassland (N=122)	Shrub (N=132)	Deciduous forest (N=172)	Subdeciduous forest (N=162)
Dolichoderinae				
<i>Azteca forelii</i> Emery, 1893 v	0	0	*	*
<i>Azteca velox</i> Forel, 1899 v	0	7	70	6
<i>Dolichoderus diversus</i> Emery, 1894 v	0	0	1	*
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858) v	0	3	2	3
<i>Dorynymex bicolor</i> Wheeler, 1906 s	52	14	0	0
<i>Dorynymex anithii</i> Cole, 1936 s	28	0	0	0
<i>Dorynymex</i> sp. aff. <i>flavus</i> s	13	1	0	0
<i>Forelius pruinosus</i> (Roger, 1863) s	24	20	0	0
Ectatomminae				
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860) s	0	0	0	2
Ecitoninae				
<i>Eciton burchellii parvispinum</i> Forel, 1899 s	0	0	0	*
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802) s	0	0	0	1
<i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858) s	0	0	0	*
<i>Neivamyrmex opacithorax</i> (Emery, 1894) s	0	0	3	0
<i>Neivamyrmex pilosus</i> (Smith, 1858) s	0	0	0	*
<i>Neivamyrmex rugulosus</i> Borgmeier, 1953 s	0	*	0	0
<i>Neivamyrmex swainsoni</i> (Shuckard, 1840) s	0	0	0	1
<i>Nomamyrmex esenbeckii wilsoni</i> (Santschi, 1920) s	0	*	0	1
Formicinae				
<i>Acropyga smithii</i> Forel, 1893 s	0	0	0	*
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874 s	0	*	*	0
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1LM s	46	12	10	1
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2LM s	0	0	0	2
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858) v	3	8	1	*
<i>Camponotus cerberulus</i> Emery, 1920 v	0	0	0	*
<i>Camponotus claviscapus</i> Forel, 1899 v	0	0	0	*
<i>Camponotus coloratus</i> Forel, 1904 v	0	1	0	*
<i>Camponotus coruscus</i> (Smith, 1862) v	0	0	0	1
<i>Camponotus etiolatus</i> Wheeler, 1904 v	0	0	1	*
<i>Camponotus excisus</i> Mayr, 1870 v	0	0	0	1
<i>Camponotus linnaei</i> Forel, 1886 v	0	3	2	3
<i>Camponotus micronatus hirsutinasus</i> Wheeler, 1934 v	0	3	13	*
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870 v	0	0	19	4
<i>Camponotus planatus</i> Roger, 1863 v	2	18	39	6
<i>Camponotus sericeiventris</i> (Guerin-Meneville, 1838) v	0	0	1	7
<i>Camponotus conspicuus sharpi</i> Forel, 1893 v	0	0	0	*
<i>Camponotus zoc</i> Forel, 1879 v	0	0	0	*
<i>Camponotus</i> sp. 1LM v	0	1	1	0
<i>Camponotus</i> sp. 2LM v	0	1	0	*
<i>Myrmelachista slowarvae</i> Wheeler, 1934 v	0	0	1	*
<i>Nylanderia steinheli</i> (Forel, 1893) s	0	8	22	1
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802) sv	1	20	0	*
Myrmicinae				
<i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus, 1758) s	4	21	0	0
<i>Atta mexicana</i> (Smith, 1858) s	0	0	0	4
<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804) v	0	3	0	5
<i>Cephalotes scutulatus</i> (Smith, 1867) v	0	*	10	*
<i>Cephalotes umbraculatus</i> (Fabricius, 1804) v	0	0	10	1
<i>Crematogaster corvina</i> Mayr, 1870 v	0	0	1	0
<i>Crematogaster crinosa</i> Mayr, 1862 v	*	27	0	0
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862 v	0	0	4	1
<i>Crematogaster torosa</i> Mayr, 1870 v	0	0	1	3
<i>Crematogaster</i> sp. aff. <i>curvispinosa</i> v	0	0	0	1
<i>Cyphomyrmex costatus</i> Mann, 1922 s	0	0	0	*

<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851) s	**	8	13	6
<i>Megalomyrmex silvestri</i> Wheeler, 1909 s	0	0	0	**
<i>Monomorium ebeninum</i> Forel, 1891 s	**	58	0	**
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1851) v	0	0	0	16
<i>Mycetosoritis hartmanni</i> (Wheeler, 1907) s	0	0	1	0
<i>Myocepurus curvispinosus</i> Mackay, 1998 s	0	0	0	3
<i>Myocepurus smithii</i> (Forel, 1893) s	0	0	**	6
<i>Myrmicocrypta</i> sp. s	0	0	0	1
<i>Nesomyrmex echinatoidis</i> (Forel, 1886) v	0	2	0	**
<i>Nesomyrmex wilda</i> (Smith, 1943) v	0	1	0	0
<i>Pheidole punctatissima</i> Mayr, 1870 sv	0	0	2	38
<i>Pheidole susamae</i> Forel, 1886 s	0	7	**	56
<i>Pheidole</i> sp. 1LM s	0	0	1	9
<i>Pheidole</i> sp. 2LM s	0	0	2	2
<i>Pheidole</i> sp. 3LM s	0	0	11	2
<i>Pheidole</i> sp. 4LM s	0	0	32	3
<i>Pheidole</i> sp. 5LM s	0	0	0	1
<i>Pheidole</i> sp. 6LM s	0	2	0	1
<i>Pheidole</i> sp. 7LM s	0	16	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 8LM s	0	0	**	**
<i>Pheidole</i> sp. 9LM s	0	1	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 10LM s	0	31	0	9
<i>Pheidole</i> sp. 11LM s	0	0	0	9
<i>Pheidole</i> sp. 12LM s	0	0	2	0
<i>Rogeria belli</i> Mann, 1922 s	0	0	**	1
<i>Rogeria cuneola</i> Kugler, 1994 s	0	0	0	**
<i>Sericomyrmex aztecus</i> Forel, 1855 s	0	0	0	9
<i>Solenopsis molesta</i> (Say, 1836) s	1	39	53	34
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804) sv	10	52	28	25
<i>Solenopsis isopilis</i> Pacheco & Mackay, 2013 s	0	0	1	10
<i>Solenopsis</i> sp. aff. <i>azteca</i> s	0	0	0	**
<i>Solenopsis</i> sp. s	0	0	0	**
<i>Strumigenys boneti</i> Brown, 1959 s	0	0	6	**
<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890 s	0	0	0	**
<i>Strumigenys elongata</i> Roger, 1863 s	0	0	0	1
<i>Strumigenys louisianae</i> Roger, 1863 s	0	1	0	1
<i>Strumigenys ludia</i> Mann, 1922 s	0	0	0	2
<i>Strumigenys nigrescens</i> Wheeler, 1911 s	0	0	0	**
<i>Tennothorax subditivus</i> (Wheeler, 1903) s	0	2	3	**
<i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander, 1846) sv	**	0	0	**
<i>Tetramorium simillimum</i> (Smith, 1851) s	**	0	0	**
<i>Tetramorium spinosum</i> (Pergande, 1896) s	**	28	0	0
<i>Trachymyrmex intermedius</i> (Forel, 1909) s	0	0	0	1
<i>Trachymyrmex</i> sp. aff. <i>sauvurei</i> s	6	22	0	6
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863) s	1	0	12	36
<i>Xenomyrmex panamanus</i> (Wheeler, 1922) v	0	0	1	1
Ponerinae				
<i>Hypoponera nitidula</i> (Emery, 1890) s	0	0	1	5
<i>Hypoponera opacior</i> (Forel, 1893) s	0	1	0	5
<i>Hypoponera</i> sp. aff. <i>vana</i> s	0	0	**	5
<i>Odontomachus brunneus</i> (Patton, 1894) s	0	0	0	**
<i>Odontomachus laticeps</i> Roger, 1861 s	0	0	0	1
<i>Pachycondyla crenata</i> (Roger, 1861) v	0	0	0	1
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804) s	0	0	3	8
<i>Pachycondyla stigma</i> (Fabricius, 1804) s	0	1	0	**
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804) v	0	0	**	16
<i>Platythyrea punctata</i> (Smith, 1858) s	0	0	0	**
Pseudomyrmecinae				
<i>Pseudomyrmex boopis</i> (Roger, 1863) s	0	0	0	1
<i>Pseudomyrmex brunneus</i> (Smith, 1877) v	3	3	0	0
<i>Pseudomyrmex cubensis</i> (Forel, 1901) v	0	1	0	3
<i>Pseudomyrmex ejectus</i> (Smith, 1858) v	3	3	0	0

<i>Pseudomyrmex elongatulus</i> Dalla Torre, 1892 v	0	1	1	1
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i> (Smith, 1877) v	0	0	1	2
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804) v	0	0	1	1
<i>Pseudomyrmex ita</i> (Forcl, 1906) v	0	1	0	*
<i>Pseudomyrmex oculatus</i> (Smith, 1855) v	0	0	0	*
<i>Pseudomyrmex seminole</i> Ward, 1985 v	0	0	0	1
<i>Pseudomyrmex simplex</i> (Smith, 1877) v	0	1	0	*
<i>Pseudomyrmex spiculus</i> Ward, 1989 v	0	0	1	*
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906) v	0	1	5	*
<i>Pseudomyrmex</i> sp. (<i>pallens</i> group) v	0	*	0	2

CAPÍTULO IV

Estructura de gremios tróficos de las comunidades de hormigas de La Mancha, Ver.

1. Introducción

La diversidad funcional es un atributo importante de las comunidades y se refiere a las diferentes formas en que las especies utilizan los recursos del ambiente, las que en conjunto influyen en el funcionamiento del ecosistema (Tilman y Lehman 2002, Petchey y Gaston 2002).

Las semejanzas y diferencias en estas formas de aprovechamiento nos permite agrupar a las especies en gremios (o grupos funcionales), siendo el número de gremios y la proporción de especies dentro de cada gremio una medida de la diversidad funcional. Se considera determinante para el funcionamiento correcto de un ecosistema que existan diversos gremios y se postula que a una mayor diversidad funcional (y por lo tanto una mayor complementariedad en el uso de los recursos) mejor será la funcionalidad del ecosistema (Naeem et al. 1994).

Aunque Blondel (2003) señala algunas diferencias entre los términos “gremio” y “grupo funcional” en la práctica no hay una distinción clara, por lo que muchos ecólogos utilizan ambos términos como sinónimos aproximados. En este trabajo utilizamos el concepto de gremio como “agrupación de especies que explotan el mismo tipo de recursos de una manera semejante” (Root 1967, gremios alfa de Wilson 1999), concepto directamente relacionado con el de reparto de recursos entre las especies que comparten un mismo ambiente. En este sentido los gremios son conjuntos de especies a lo largo de los ejes del nicho ecológico de Hutchinson (Rosenfeld 2002), en donde la separación dentro del nicho permite que las especies simpátricas que utilizan un mismo recurso coexistan sin que haya competencia entre ellas (MacArthur y Levins 1967, Simberloff y Dayan 1991).

En el estudio de las comunidades de hormigas éste ha sido el paradigma dominante (Hölldobler y Wilson 1990), que explica la coexistencia de las especies de un mismo

gremio debido a las diferencias en su sitio de anidación, horario de forrajeo, tamaño de la porción de alimento, etc. (Davidson et al. 1985, Kaspari 2000, Albrecht y Gotelli 2001).

Justificación de utilizar gremios

La agrupación en gremios de las especies de una comunidad nos facilita el estudio de su estructura al reducir el número de sus componentes (y por lo tanto su variabilidad) (Jaksic y Medel 1990, Simberloff y Dayan 1991) a unos cuantos grupos con los que podemos encontrar patrones o hacer comparaciones. En el caso de las comunidades de hormigas tropicales es indispensable utilizar gremios, ya que generalmente tienen muchas especies, con distinta morfología, realizando diferentes actividades, incluso en escalas espaciales tan pequeñas como 1m² (Hölldobler y Wilson 1990, Delabie et al. 2000).

Para delimitar los gremios en las hormigas se han utilizado diversos atributos, entre ellos caracteres morfológicos (Kaspari 1993, Silva y Brandão 2010), resistencia al estrés ambiental (Andersen 1995, 1997), hábitos tróficos (Gibb y Cunningham 2011), dominancia (Arnan et al. 2012) o una combinación de ellos (Silvestre et al. 2003).

Una de las clasificaciones más utilizadas ha sido la de Andersen (1995) para las hormigas de los desiertos de Australia, más tarde empleada para comparar las faunas de Australia y Norte América (Andersen 1997) y las de las selvas tropicales del mundo (Andersen 2000). Esta clasificación, basada principalmente en la dominancia y en la resistencia al estrés de las especies, tiene limitaciones para ser utilizada con faunas de distintas latitudes, pues muchas veces no existen gremios funcionales que se puedan correlacionar con los de Australia, o existen otros que no están en la clasificación, o que difieren mucho en cuanto a su importancia. Este es el caso del gremio de las Dolicoderinas Dominantes que son muy importantes en las comunidades de Australia pero que en el Neotrópico son escasas; lo inverso sucede con las llamadas Camponotinas Subordinadas, que en América son dominantes.

Para las hormigas neotropicales se han hecho otras clasificaciones, pero tienen el limitante de que son específicas para un solo estrato, como las de Delabie et al. (2000) y Silva y Brandão (2010) de las hormigas de la hojarasca, o para un solo tipo de vegetación, como la de Silvestre et al. (2003) del “cerrado” de Brasil.

Cuando se desconocen los hábitos particulares de las especies, se ha utilizado también un criterio puramente taxonómico (a nivel de géneros), basado en la existencia de un grado “razonable” de similitud en los hábitos de forrajeo o de anidación entre las especies de un mismo género (Brown 2000, Delabie et al. 2000). Aunque se ha encontrado una cierta correspondencia entre los gremios y sus linajes filogenéticos (p. ej. Silva y Brandão 2010) esta práctica ha sido criticada pues la generalización tiende a ocultar otros patrones probables en la diversidad funcional de la comunidad (Prado y Lewinsohn 2004). Aunque dentro de un mismo nivel taxonómico las especies compartan una determinada característica (por ejemplo, la depredación en la subfamilia Ponerinae), tienen particularidades como su tamaño, su preferencia hacia el sitio para anidar y forrajear, el tipo de presa, etc. (Hölldobler y Wilson 1990) que las ubican en diferentes gremios funcionales (Jaksic y Medel 1990).

Por esto, coincidimos con Silvestre et al. (2003) en que la definición de gremios en las hormigas debe considerar varias características simultáneamente, seleccionando aquellas que se consideren relevantes morfológica y ecológicamente. Con ello se pretende obtener una clasificación en gremios que se acerque más al nicho ecológico de las especies.

En este capítulo determinamos y comparamos la diversidad funcional de las comunidades de hormigas de las dunas costeras de La Mancha, Ver., utilizando su estructura de gremios (número de gremios y la proporción de especies en cada uno) como medida de su diversidad funcional.

Considerando que las comunidades de hormigas de los cuatro sitios de estudio fueron diferentes en cuanto a su riqueza específica, diversidad y composición faunística (capítulo III) esperamos también encontrar diferencias en su estructura de gremios, con un mayor número de gremios en los sitios con mayor riqueza específica. Por otro lado, y considerando que el análisis de similitud faunística (riqueza + composición de especies) separó a las cuatro comunidades en dos grupos (PA+MA y SB+SM) (capítulo III) hipotetizamos encontrar una agrupación similar respecto a su similitud en la estructura de gremios.

2. Métodos

La zona de estudio y la metodología utilizada para el muestreo de las hormigas se describe en el capítulo II de este trabajo. La información sobre la riqueza específica, la diversidad y la composición faunística de cada sitio se encuentra en el capítulo III.

Para la delimitación de los gremios de hormigas de La Mancha hemos utilizado una clasificación propia, basada en los estudios de Delabie et al. (2000), Silvestre et al. (2003) y Silva y Brandão (2010). Utilizamos cinco variables, una relacionada con la morfología (tamaño), dos con la dimensión trófica (hábito alimentario y forma de forrajeo) y dos con la dimensión espacial (ubicación del nido y sustrato de forrajeo). Dentro de cada variable seleccionamos las categorías que consideramos representan la variación de las especies de esta comunidad, siguiendo el criterio de evitar categorías demasiado generales a las que cualquier especie puede pertenecer y categorías demasiado específicas a las que solo una especie pertenece. La asignación de cada especie a un gremio se hizo con base en nuestras observaciones de campo y en la información de su historia natural encontrada en la bibliografía. Las categorías de tamaño se basan en Wheeler y Wheeler (1986). Del total de especies colectadas (121) eliminamos aquellas de las que no tenemos información, quedando 107 especies en este análisis. Las categorías (atributos) dentro de cada variable se presentan en la Tabla 1.

Análisis de los datos

Con el objetivo de determinar la similitud del espectro de gremios entre los sitios utilizamos el índice de Silvestre et al. (2003). Este índice es una adecuación del índice de Sorensen que considera el número de especies y de gremios por cada sitio y los valores compartidos entre ellos. Una vez obtenida la matriz de similitudes de los sitios (convirtiendo a valores de disimilitud) se llevó a cabo la agrupación mediante el método UPGMA. Se utilizó el programa PAST.

Tabla 1. Variables ecológicas y categorías consideradas en la delimitación de los gremios de hormigas de La Mancha, Ver. *La categoría omnívora se aplica a aquellas especies que recolectan una diversidad de alimentos como cadáveres, presas vivas, azúcares de plantas e insectos, polen, semillas, frutos en descomposición y/o que se les observó acudiendo a los cebos proteínicos y de carbohidratos (Hölldobler y Wilson 1990, Delabie et al. 2000; observaciones personales).

Tamaño	Hábito alimentario	Forma de forrajeo	Estrato de forrajeo	Ubicación del nido
1. muy pequeña: < 2 mm	1. depredadora generalista	1. individual	1. suelo	1. suelo
2. pequeña: 2-4 mm	2. depredadora especialista	2. en grupo	2. vegetación	2. vegetación
3. mediana: 4-6 mm	3. cultivadora de hongos con materia vegetal fresca	3. legionaria	3. suelo y vegetación	3. suelo y vegetación (troncos podridos, horquetas de ramas, tocones, bajo piedras, en el suelo, raíces de epífitas, etc.)
4. grande: 6-8 mm	4. cultivadora de hongos con materia en descomposición			4. hojarasca (incluye la fracción leñosa de la hojarasca)
5. muy grande: > 8mm	5. omnívora*			

3. Resultados

A nivel de toda la zona de estudio y de acuerdo con las 5 variables y 20 categorías que utilizamos obtuvimos una clasificación de las 107 especies en 12 gremios funcionales. La descripción de los gremios, el número de especies asignado a cada uno y los taxa representados se presentan en la Tabla 2. La membresía de cada especie en un gremio se encuentra en la Tabla 4 (apéndice de este capítulo).

Aunque ninguna de las variables o categorías tuvo valor jerárquico, tomaremos el hábito alimentario de las especies como eje de la presentación de algunos resultados.

En la comunidad se encuentran representadas las depredadoras (tres gremios), las micófagas (dos), las omnívoras (seis) y las especialistas (uno).

Depredadoras. Las 21 especies de depredadoras se agruparon en tres gremios, principalmente por su tamaño y su estrato de forrajeo. En el gremio “depredadoras grandes del suelo y la vegetación” se ubicó, por ejemplo, *Ectatomma ruidum* que es una especie grande que anida y forrajea en el suelo, pero que frecuentemente sube a los árboles a cazar. Un caso similar es el de *Pachycondyla villosa*, especie grande que anida y forrajea en los árboles pero que también caza en el suelo. Las especies de este gremio se alejan varios metros de su nido para cazar y sus presas son generalmente insectos de tamaño mediano como termites y otras hormigas.

Las “depredadoras pequeñas de la hojarasca” por su parte, son siempre pequeñas y cazan en la cercanía inmediata de sus nidos. La mayoría de las especies de este gremio son depredadoras especializadas, con mandíbulas muy modificadas (género *Strumigenys*); se alimentan principalmente de ácaros, colémbolos y otros microartrópodos del suelo.

El tercer gremio de depredadoras es el de las “legionarias”, especies de hábitos nómadas; cazan sobre o bajo el suelo siempre en columnas y pueden capturar individualmente o en cooperación presas de muy diversos tamaños; algunas especies son polimórficas.

Omnívoras. El 68% de las especies de nuestro estudio fueron omnívoras (73 especies), las que fueron agrupadas de acuerdo a nuestras categorías funcionales en seis gremios distintos. Los primeros cuatro gremios se diferencian principalmente por el estrato de anidación (arbóreo o suelo) y secundariamente por su tamaño. Entre las “omnívoras arborícolas grandes” destaca el género *Camponotus* con 13 de sus 15 especies en este gremio. Las especies del suelo fueron en promedio de talla más pequeña que las especies arborícolas: no hay omnívoras grandes ni muy grandes en el suelo. De las “omnívoras del suelo pequeñas y medianas” *Pheidole* es el género más importante con nueve de sus 11 especies en este gremio.

Un quinto grupo de omnívoras forman el gremio de las “oportunistas”, conformado por 10 especies. Este gremio incluye a especies de talla variable que en función de la disponibilidad de recursos pueden actuar como granívoras, detritívoras, y depredadoras, además de que frecuentemente se asocian con membrácidos o cóccidos; pueden forrajear individualmente o en columnas dispersas y en algunos casos hacen un reclutamiento

Tabla 2. Descripción de los gremios de hormigas de La Mancha con base en variables morfológicas (tamaño), tróficas (hábito alimentario y forma de forrajeo) y espaciales (ubicación del nido, estrato de forrajeo).

Gremio	No. spp.	Descripción	Taxa
1. Depredadoras grandes del suelo y la vegetación	6	Depredadoras generalistas de tallas mediana, grande y muy grande, cazan individualmente, anidan en el suelo o en la vegetación.	Ectatomminae: <i>Ectatomma</i> Ponerinae: <i>Pachycondyla</i> , <i>Odontomachus</i>
2. Depredadoras pequeñas de la hojarasca	7	Depredadoras generalistas y especialistas de talla pequeña o muy pequeña. Anidan en o bajo la hojarasca, cazan individualmente en las cercanías de su nido.	Myrmicinae: <i>Strumigenys</i> Ponerinae: <i>Hypoponera</i> , <i>Pachycondyla</i>
3. Legionarias	8	Depredadoras generalistas, de talla variable, de hábitos nómadas, cazan en columnas.	Ecitoninae: <i>Eciton</i> , <i>Labidus</i> , <i>Neivamyrmex</i> , <i>Nomamyrmex</i>
4. Cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas	2	Micófagas de talla grande, cultivan el hongo del que se alimentan utilizando material vegetal fresco; anidan en el suelo y forrajean en grupo en el suelo y la vegetación.	Myrmicinae: <i>Atta</i>
5. Cultivadoras de hongos-recolectoras de detritos	9	Micófagas de talla pequeña y mediana, cultivan el hongo del que se alimentan utilizando material en descomposición como heces y cadáveres de insectos, frutos podridos, etc.; anidan en el suelo y forrajean en grupo en el suelo.	Myrmicinae: <i>Cyphomyrmex</i> , <i>Mycetosorites</i> , <i>Mycocepurus</i> , <i>Mirmicrocrypta</i> , <i>Sericomyrmex</i> , <i>Trachymyrmex</i>
6. Omnívoras arborícolas grandes	16	Omnívoras de talla mediana a muy grande, anidan y forrajean en la vegetación (principalmente en árboles), buscan el alimento en grupos.	Dolichoderinae: <i>Dolichoderus</i> Formicinae: <i>Camponotus</i> Myrmicinae: <i>Cephalotes</i>
7. Omnívoras arborícolas pequeñas	14	Omnívoras de talla pequeña o muy pequeña, anidan y forrajean en la vegetación, (principalmente en árboles), buscan el alimento en grupos.	Dolichoderinae: <i>Azteca</i> Formicinae: <i>Myrmelachista</i> Myrmicinae: <i>Cephalotes</i> , <i>Crematogaster</i> , <i>Monomorium</i> , <i>Nesomyrmex</i> , <i>Temnothorax</i>

Tabla 2. Continuación.

Gremio	No. spp.	Descripción	Taxa
8. Omnívoras del suelo pequeñas y medianas	14	Omnívoras de talla pequeña y mediana, anidan y forrajean en el suelo, buscan el alimento en grupos.	Dolichoderinae: <i>Dorymyrmex</i> Myrmicinae: <i>Megalomyrmex</i> , <i>Pheidole</i> , <i>Tetramorium</i>
9. Omnívoras del suelo muy pequeñas	6	Omnívoras muy pequeñas anidan y forrajean en el suelo, forrajean en columnas.	Dolichoderinae: <i>Forelius</i> Formicinae: <i>Brachymyrmex</i> Myrmicinae: <i>Monomorium</i> , <i>Solenopsis</i>
10. Omnívoras pseudomirmecinas	13	Especies de <i>Pseudomyrmex</i> , con hábitos de anidación y alimentación muy uniformes; de talla variable, omnívoras, anidan exclusivamente en tallos huecos de plantas vivas, forrajean individualmente y frecuentemente protegen a su planta huésped.	Pseudomyrmeciinae: <i>Pseudomyrmex</i> (Excepto <i>P. boopis</i> que anida típicamente en madera muerta sobre el suelo; es la especie “menos arborícola del género”, Ward 1993).
11. Oportunistas	10	De talla variable, granívoras, detritívoras, depredadoras; frecuentemente se asocian con membrácidos o cóccidos; forrajean solas o en columnas; anidan en diversos sitios: tallos huecos vivos o muertos, dentro del suelo, troncos podridos, bajo piedras, entre raíces de epífitas, etc. Forman colonias grandes y frecuentemente son poligínicas y polidómicas.	Formicinae: <i>Paratrechina</i> , <i>Nylanderia</i> , <i>Camponotus</i> Myrmicinae: <i>Pheidole</i> , <i>Solenopsis</i> , <i>Tetramorium</i> , <i>Wasmannia</i> Este gremio incluye especies invasoras (nativas y exóticas) y peregrinas (exóticas).
12. Subterráneas	2	De talla muy pequeña viven permanentemente dentro del suelo; con dieta especializada.	<i>Acropyga smithii</i> , hormiga muy especializada que se alimenta de exudados de seudocóccidos asociados a raíces <i>Solenopsis isopilis</i> , cleptobiótica de otras especies con nidos en el suelo

masivo hacia el recurso; anidan en todo tipo de lugares; forman colonias grandes y frecuentemente son poligínicas y polidómicas. Este gremio incluye especies peregrinas exóticas (*Tetramorium simillimum*), invasoras exóticas (*Paratrechina longicornis* y *T. bicarinatum*) e invasoras nativas (*Solenopsis geminata* y *Wasmannia auropunctata*).

El sexto gremio de omnívoras es el de las “pseudomirmecinas” con 13 especies que se agrupan porque anidan exclusivamente en tallos huecos de plantas vivas, forrajean individualmente y frecuentemente protegen a su planta huésped.

Micófagas. Las 11 especies micófagas son mirmecinas de la tribu Attini y cultivan el hongo del que se alimentan; aunque en este hábito alimentario distinguimos dos gremios con base principalmente en el sustrato con el que cultivan el hongo (material vegetal fresco o detritos) tienen otras diferencias importantes. Las “cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas” (*Atta mexicana* y *A. cephalotes*) son de mayor talla, sus colonias son grandes, sus obreras polimórficas y forrajean en el suelo y en la vegetación; mientras que las “cultivadoras de hongos-recolectoras de detritos” (nueve especies en seis géneros) son siempre de menor talla, tienen colonias pequeñas, sus obreras son monomórficas y forrajean solamente en el suelo.

Dieta especializada. Finalmente, el gremio de las “subterráneas” se formó con dos especies que viven permanentemente dentro del suelo y que tienen hábitos alimentarios especializados: *Acropyga smithii* que se alimenta obligatoriamente de exudados de hemípteros asociados a raíces (Pseucocidae: Rhizoecinae) (LaPolla 2004) y *Solenopsis isopilis* cuya dieta depende del alimento que pueda robar de los nidos de otras hormigas con las que se asocia (Pacheco y Mackay 2004). En La Mancha encontramos a *S. isopilis* anidando en las paredes de los nidos de *Mycocepurus smithii* (cultivadora de hongos).

Estructura de gremios de la comunidad

A nivel de toda la zona el porcentaje de especies por gremio (respecto del total) fue de entre 1.8 y 15 %; el gremio más importante fue el de las omnívoras arborícolas grandes y los de menor importancia las cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas y las subterráneas (Figura 1 y Tabla 3).

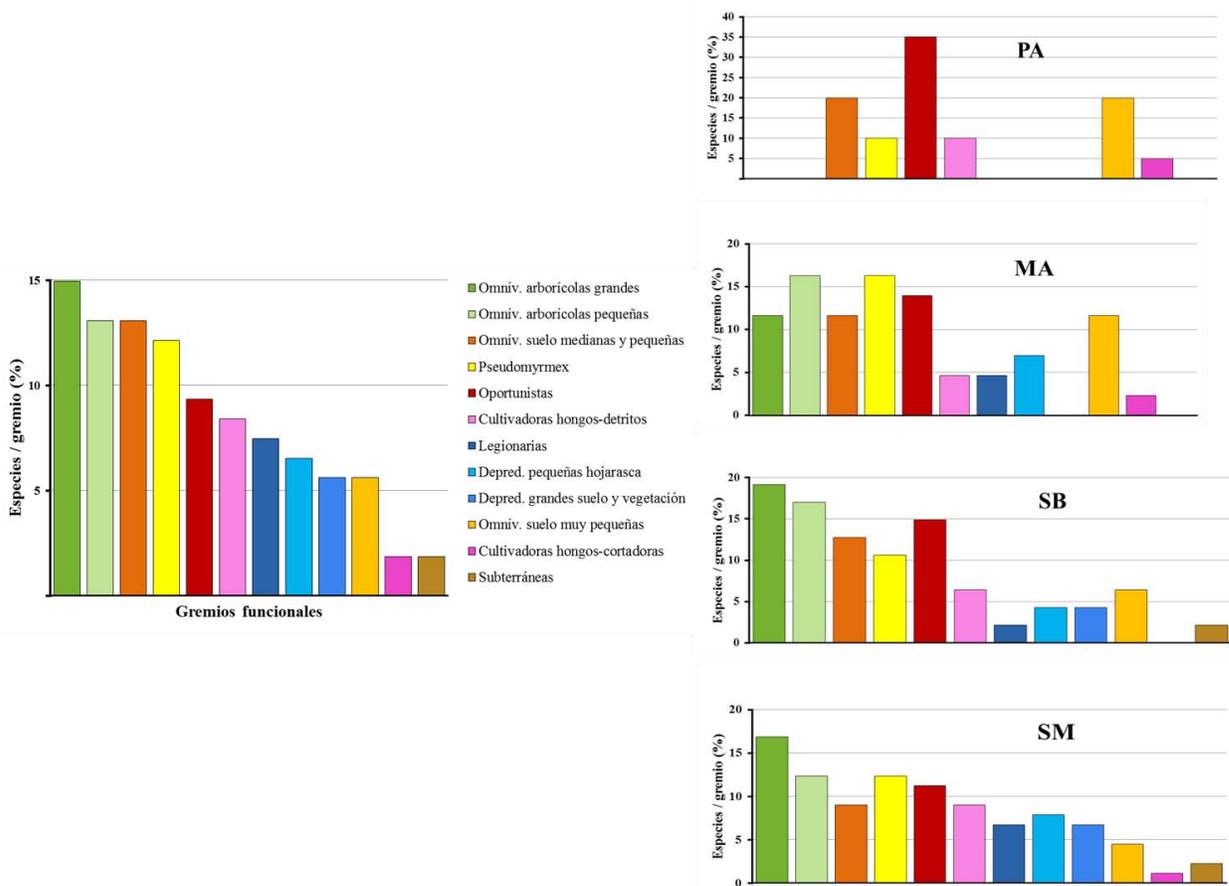


Figura 1. Estructura de gremios funcionales de las hormigas de La Mancha, Ver. A la izquierda la gráfica correspondiente a toda la comunidad (107 especies, ubicadas en 12 gremios). A la derecha los espectros tróficos de cada uno de los sitios de estudio. PA= pastizal, MA= matorral, SB= selva baja caducifolia, SM= selva mediana subperennifolia.

Estructura de gremios por sitio

Como lo esperábamos, la estructura de gremios de las comunidades de los cuatro sitios fue diferente; el número de gremios siguió el mismo gradiente de la riqueza específica de los sitios: PA (20 especies, 6 gremios) – MA (43, 10) – SB (47, 11) – SM (89, 12).

Pastizal. El pastizal fue el sitio con la menor equidad en el número de especies por gremio, dominando las oportunistas con el 35% de las especies de este sitio). En este sitio encontramos dos especies de *Pseudomyrmex* a pesar de que no existe un estrato arbustivo o arbóreo (su hábitat característico); una de ellas se encontró anidando en tallos huecos de gramíneas y la otra fue capturada con trampas de caída (no sabemos en dónde anida). En el pastizal no vive ni caza ninguna especie depredadora de ningún tamaño.

Matorral. Las 43 especies del matorral pertenecen a 10 gremios funcionales; a diferencia del pastizal, en este sitio hay un estrato arbustivo bien desarrollado por lo que están bien representadas las omnívoras pequeñas de la vegetación y las *Pseudomyrmex*, con siete especies cada una. En concordancia con el menor estrés de este sitio la importancia de las oportunistas desciende de un 35% a un 14% del total de sus especies; el mismo patrón se observa en las omnívoras del suelo de las dos categorías de tamaño (aunque el incremento fue de una sola especie en cada gremio, su importancia en la comunidad desciende de 20 a 11.6% con respecto al pastizal).

Selva baja. De los 11 gremios encontrados en la selva baja los mejor representados fueron las omnívoras arborícolas tanto grandes como pequeñas con 19 y 17% de sus especies. Siguiendo el gradiente de los sitios en cuanto a riqueza, aparecen aquí por primera vez las depredadoras grandes; por otro lado, nos extraña que éste sea el único sitio que no tiene ninguna de las dos especies de *Atta* (cortadoras de hojas).

Selva mediana. Finalmente, la selva mediana fue el único sitio con representantes de los 12 gremios funcionales. Al igual que en la selva baja el gremio más rico fue el de las omnívoras arborícolas grandes, sin embargo, todos los gremios de omnívoras tanto en el suelo como en la vegetación disminuyeron su importancia en la comunidad. Lo contrario sucedió con las especies depredadoras tanto del suelo como de la vegetación quienes aumentaron su importancia. Como era de esperarse, de toda la zona es en este sitio en donde las oportunistas tienen su menor importancia (Tabla 3).

Tabla 3. Número de especies por gremio en cada sitio; entre paréntesis el porcentaje del total de especies. PA= pastizal, MA= matorral, SB= selva baja caducifolia, SM= selva mediana subperennifolia.

GREMIO	PA	MA	SB	SM	Total
1. Depredadoras grandes del suelo y la vegetación	-		2 (4.3)	6 (6.7)	6
2. Depredadoras pequeñas de la hojarasca	-	3 (7)	2 (4.3)	7 (7.9)	7
3. Legionarias	-	2 (4.7)	1 (2.1)	6 (6.7)	8
4. Cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas	1 (5)	1 (2.3)	-	1 (1.1)	2
5. Cultivadoras de hongos-recolectoras de detritos	2 (10)	2 (4.7)	3 (6.4)	8 (9)	9
6. Omnívoras arborícolas grandes	-	5 (11.6)	9 (19.1)	15 (16.9)	16
7. Omnívoras arborícolas pequeñas	-	7 (16.3)	8 (17)	11 (12.4)	14
8. Omnívoras del suelo pequeñas y medianas	4 (20)	5 (11.6)	6 (12.8)	8 (9)	14
9. Omnívoras del suelo muy pequeñas	4 (20)	5 (11.6)	3 (6.4)	4 (4.5)	6
10. <i>Pseudomyrmex</i>	2 (10)	7 (16.3)	5 (10.6)	11 (12.4)	13
11. Oportunistas	7 (35)	6 (14)	7 (14.9)	10 (11.2)	10
12. Subterráneas	-	-	1 (2.1)	2 (2.2)	2
Total	20 (18.6)	43 (40.1)	47 (43.9)	89 (83.1)	107

Similitud entre sitios

El análisis de similitud funcional entre sitios, considerando el número de gremios de cada sitio y el número de especies en cada uno (índice SF, sección de métodos) y la agrupación de las distancias de similitud, nos separó los sitios en dos grupos: el primero formado por el pastizal y el matorral y el otro por las dos selvas. Estos dos grupos fueron muy diferentes entre sí con un valor de disimilitud de más del 80%. Dentro de estos grupos las selvas fueron más similares entre sí que el pastizal y el matorral (Figura 2).

	PA	MA	SB
MA	65.09		
SB	89.01	67.69	
SM	89.90	62.62	44.48

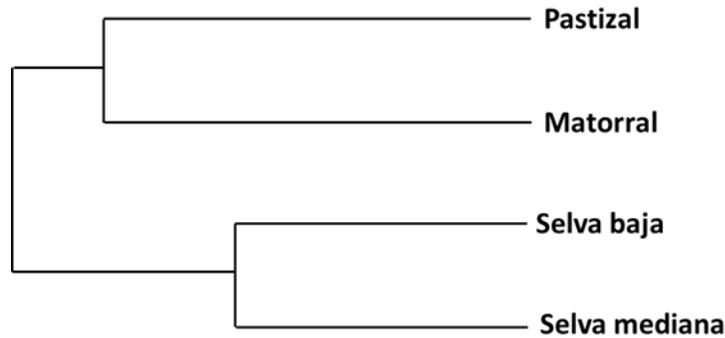


Figura 2. Similitud entre los sitios en función del número de especies total y por gremio. Tanto la matriz como la agrupación (UPGMA) se obtuvieron con las distancias obtenidas de los valores de similitud (1-índice de Silvestri 2003).

4. Discusión

Las comunidades de hormigas del Neotrópico tienen una alta riqueza de especies, por lo que para estudiar su estructura funcional ha sido necesario recurrir a su división en gremios (ver Delabie et al. 2000, Ryder et al. 2010, entre otros.). Hasta el momento sin embargo, no existe una clasificación estandarizada que pueda utilizarse para una diversidad de ambientes neotropicales y sus diferentes estratos, por lo que en este trabajo diseñamos nuestra propia agrupación de las especies en gremios.

En la vegetación de las dunas costeras de La Mancha existen varios tipos de vegetación en un mismo tipo de suelo y un mismo clima, que albergan distintos ensambles de especies de hormigas (capítulo III de este trabajo). En nuestra clasificación incluimos desde el principio a todas las especies de la zona, independientemente del sitio en el que se hubieran capturado. Esto nos permitió tener una definición de los gremios independiente del tipo de vegetación y por lo tanto utilizable para cualquiera de ellos.

En los cuatro sitios estudiados la comunidad de hormigas está formada por 121 especies, de las cuales hemos utilizado 107 para estudiar su estructura de gremios. Mediante cinco variables y 20 categorías de atributos morfológicos, tróficos y de utilización del espacio, obtuvimos una clasificación de las especies en 12 gremios funcionales.

Para el caso de nuestra zona esta clasificación fue muy útil para apoyar algunos resultados respecto de las similitudes y diferencias entre los sitios, así como para reafirmar el hallazgo de que el gradiente de sucesión vegetal lineal (PA→MA→SB→SM) inicialmente propuesto, tuvo respecto a sus comunidades de hormigas un camino de dos vías hacia los dos estadios avanzados de la sucesión (SB y SM) (ver capítulo III).

Naturalmente, la utilidad de la clasificación que proponemos deberá ser puesta a prueba con comunidades de otros sitios y con análisis estadísticos más rigurosos; sin embargo, consideramos que es un buen punto de partida para el estudio de la diversidad funcional en distintos ambientes.

Dificultad para delimitar los gremios

Desde hace tiempo se ha reconocido que es difícil encontrar los límites entre los gremios de hormigas (Bruhl et al. 1998) debido a que la mayoría de las especies son omnívoras (Carroll y Janzen 1973). En La Mancha encontramos este mismo patrón pues casi el 70% fueron omnívoras, dieta que estuvo representada en la mitad de los gremios de nuestra clasificación.

Por sus hábitos generalistas las especies omnívoras que están dentro de un gremio pueden muchas veces sobreponerse con especies de otro gremio en cuanto al aprovechamiento de los recursos, pudiendo actuar como depredadoras o recolectoras de exudados.

Una situación contraria se da en el caso de aquellas especies que tienen una dieta especializada, pero son facultativamente omnívoras (Kaspari 2000). Por ejemplo, en la selva mediana encontramos que *Pachycondyla villosa* y *Ectatomma ruidum*, ambas depredadoras, también recolectan néctar extrafloral y acuden a los cebos de carbohidratos. En otro estudio Horvitz y Schemske (1986) encontraron que *P. harpax* y *P. apicalis* además

de ser depredadoras son importantes dispersoras de semillas. Cuando nuestras especies estuvieron en alguno de estos casos optamos por ubicarlas en su gremio de acuerdo con el hábito alimentario registrado más frecuentemente (Silvestre et al. 2003).

Respecto al número de categorías tampoco hay nada estandarizado y las subdivisiones dependerán del grado de conocimiento de los hábitos de las especies, pero más importante de los objetivos del estudio. Nosotros consideramos que en el estudio de la diversidad funcional de comunidades completas, el criterio para delimitar los gremios deberá centrarse en obtener la menor cantidad de categorías de uso común de los recursos que tengan las especies. La búsqueda de las diferencias que puedan tener entre ellas deberá dejarse para los estudios específicos de nicho ecológico o de competencia.

Hábitos alimentarios

En cuanto a sus hábitos alimentarios las especies omnívoras fueron las más numerosas (agrupadas en seis gremios), siendo particularmente diversas en el estrato arbóreo. De muchas especies se ignoran los detalles cuantitativos de su dieta, por lo que es probable que en un futuro se encuentre que sí tienen preferencia hacia un recurso en particular y se les ubique dentro de otro gremio. Por otro lado, es probable que una subdivisión en estratos verticales dentro de la vegetación nos arroje la existencia de otros gremios incluidos en este trabajo como omnívoras de la vegetación.

Aunque las depredadoras (no legionarias) se separaron por su tamaño y el estrato en el que cazan, también tienen diferencias en cuanto a la especialización de su dieta. El gremio de las depredadoras pequeñas de la hojarasca incluye a cuatro especies de *Strumigenys* (tribu Dacetini) especializadas en capturar colémbolos (Hölldobler y Wilson 1990), mientras que las depredadoras grandes del suelo y la vegetación son generalistas en las presas que capturan (Lachaud 1990, Valenzuela et al. 1994).

Sitio de anidación y forrajeo

En nuestra comunidad la composición de especies que anidan en la vegetación o en el suelo fue muy diferente, con más del 90% de las especies anidando exclusivamente en un

estrato, resultados similares han sido encontrados por Bruhl et al. (1998), Yanoviak y Kaspari (2000), Ryder et al. (2010), entre otros.

De acuerdo con nuestra división gruesa, en el pastizal existe solamente el estrato suelo ya que la vegetación es escasa y muchas veces rasante y no hay hojarasca, por lo que las especies están restringidas a vivir y forrajear en él; no obstante, observamos que existe una segregación espacial en la dimensión horizontal, con las especies anidando o forrajeando en sitios con mucha, poca o ninguna cobertura, a un lado o debajo de los macoyos de gramíneas y otros micrositios. Sin embargo, también encontramos solapamiento en el sitio de anidación, por ejemplo encontramos un par de especies de un gremio (*Dorymyrmex bicolor* y *D. smithii*) anidando en el mismo micrositio que dos especies de otro gremio (*Solenopsis molesta* y *Forelius pruinosus*). El estudio detallado de la distribución de los nidos y las rutas de forrajeo de las hormigas del pastizal será muy interesante desde el punto de vista del reparto de recursos.

En el matorral y las dos selvas hay un estrato de vegetación bien desarrollado y una capa de hojarasca, por lo que las especies tuvieron una distribución vertical más amplia.

En los tres sitios alrededor de la mitad de las especies anidan y forrajean en la vegetación.

Respecto a los sitios de anidación en el suelo, es posible hacer más divisiones que las hechas aquí, pues algunas especies anidan en sitios específicos dentro de una categoría. Por ejemplo, *Strumigenys nigrescens*, *S. eggersi*, *Platythyrea punctata*, *Rogeria cuneola* y *R. belti* se encontraron anidando exclusivamente en troncos podridos, incluidos como fracción leñosa de la hojarasca.

Variación en el tamaño de las especies

El tamaño del cuerpo fue la variable morfológica que utilizamos porque existe suficiente evidencia de que el uso diferencial del hábitat de acuerdo al tamaño del cuerpo es un mecanismo que puede estar estructurando las comunidades (Kaspari 1996, Davidson et al. 1985), además de tener la ventaja de que sus categorías pueden separarse muy fácilmente. Aunque en su estudio con las hormigas de la hojarasca Silva y Brandão (2010) no encontraron evidencia de una estructura morfológica en las comunidades utilizando únicamente el tamaño del cuerpo, sus resultados probablemente son válidos solamente para

el ambiente de la hojarasca en particular, pues el 95% de sus 171 especies estuvieron en un mismo rango de tamaño ($\leq 2\text{mm}$, longitud del mesosoma).

Desde luego, para los estudios que pretenden explicar mediante caracteres morfológicos la coexistencia de ensambles grandes de especies, es indispensable encontrar las diferencias finas entre las especies, tema ajeno a los objetivos de este trabajo. De cualquier forma coincidimos con Silva y Brandão (2010) en que deben usarse caracteres morfológicos que se sabe que tienen una relación con el desempeño ecológico de las especies.

En cuanto a la variación de tamaño en los gremios de La Mancha encontramos que en los menos especializados como las omnívoras hubo una mayor diversidad de tamaños, diferencias que nos llevaron a separarlas en cuatro gremios. Especulamos que este patrón puede estar reflejando grandes diferencias en su microhábitat de anidación o en sus estrategias de forrajeo, lo que les permitiría convivir con una mínima competencia (Albrecht y Gotelli 2001).

Por el contrario, encontramos que las especies más especializadas fueron de talla muy uniforme dentro de su gremio; tal es el caso de las cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas (*Atta mexicana* y *A. cephalotes*), y las cultivadoras de hongos-recolectoras de detritos (*Cyphomyrmex*, *Mycetosorites*, *Mycocepurus*, *Mirmicrocrypta*, *Sericomyrmex* y *Trachymyrmex*).

Independientemente de sus distintos tamaños a las especies legionarias las conjuntamos en un solo gremio pues presentan muchas similitudes en otros aspectos, tales como sus hábitos nómadas, sus hábitos de forrajeo y su estrato de actividad, por lo que su papel en el ecosistema probablemente es muy semejante. En La Mancha la abundancia de las legionarias fue escasa, con pocos registros en las trampas y una pobre colecta directa, por lo que coincidimos con Delabie et al. (2000), en que el impacto de estas hormigas en el suelo de la selva tiende a ser efímero.

Principales diferencias entre los sitios

A nivel de sitio encontramos que en el pastizal dominan las oportunistas (Figura 1), resultado esperado por el gran estrés ambiental del sitio y la simplicidad de la comunidad,

lo que va de acuerdo con la ausencia total en este sitio de hormigas depredadoras de cualquier tamaño. En un estudio comparativo de varias etapas de sucesión vegetal, Gibb y Cunningham (2011) encontraron que en las etapas tempranas las dietas de las hormigas se encuentran en la base de la red trófica, alimentándose de exudados de plantas y herbívoros, con tasas bajas de depredación y saprofagia. No obstante que la comunidad del sitio tiene mucha semejanza con la fauna de las zonas áridas (Rojas y Fragoso 2000), una diferencia importante es la ausencia de granívoras grandes como *Pogonomyrmex*.

En el matorral encontramos 10 gremios tróficos y una mayor equidad en la distribución de las especies en los gremios, lo que refleja una mayor complejidad del ambiente. Sin embargo, aunque en este sitio hay tres especies de depredadoras en la hojarasca, aún no se presenta ninguna depredadora de talla grande. Por otro lado la menor cantidad de omnívoras grandes probablemente se deba a la falta de exudados animales y vegetales en el dosel de este sitio (Davidson et al. 2003). En este sitio destacamos la presencia de la mayor proporción de especies de *Pseudomyrmex* en la zona (7 especies, 16.3% de sus especies, Tabla 3), lo que podría deberse a la gran cantidad de ramas huecas muertas en los arbustos del sitio (obs. pers.).

La selva baja y la selva mediana fueron similares en cuanto a su número de gremios (11 y 12, respectivamente), a la predominancia de las omnívoras arborícolas grandes, y a que fueron los únicos sitios de la zona que tuvieron depredadoras grandes. Sin embargo, tuvieron particularidades que las diferencian en un 44.5% (Figura 2).

En general la selva baja es un sitio con mayor estrés ambiental que la selva mediana, tiene menor cobertura vegetal y se encuentra ubicada en terreno inclinado, lo que provoca el escurrimiento del agua hacia abajo y ocasiona mayor sequedad tanto ambiental como del suelo (ver capítulo III). El menor número de depredadoras de la hojarasca en este sitio (2 vs 7 en la selva mediana) (Tabla 3), probablemente está relacionada con estas limitantes pues se sabe que este grupo particular de especies es muy vulnerable a las condiciones del ambiente (Armbrecht y Perfecto 2003). En la selva baja la fracción leñosa de la hojarasca (microhábitat frecuente de estas especies) fue más escasa que en la selva mediana.

La selva mediana por su parte tuvo la mayor riqueza de la zona, (89% más de especies que la selva baja) y, como era esperable fue el único sitio con representantes de todos los gremios de nuestra clasificación (Figura 1).

Similitud funcional entre sitios

Aunque el número de gremios en los sitios siguió el mismo gradiente ascendente que su riqueza específica: PA: 20 especies, 6 gremios→ MA: 43, 10→ SB: 47, 11→ SM: 89, 12, la similitud respecto a su estructura de gremios separó a los sitios en dos grupos, el primero formado por el pastizal y el matorral y el otro por las dos selvas. Este mismo resultado lo encontramos en los valores de similitud faunística de las comunidades, lo que apoya nuestra conclusión de que las dos selvas representan las etapas avanzadas de dos gradientes de sucesión vegetal independientes.

6. Literatura citada

- Albrecht, M. and N.J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126:134-141.
- Andersen, A.N. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22:15-29.
- Andersen, A.N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24:433-460.
- Andersen, A.N. 2000. A global ecology of rainforest ants. functional groups in relation to environmental stress and disturbance. Pp. 25-34 In Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Armbrecht, I. and I. Perfecto. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 97:107-115.

- Arnan, X., X. Cerdá and J. Retana. 2012. Distinctive life traits and distribution along environmental gradients of dominant and subordinate Mediterranean ant species. *Oecologia* 170:489-500.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231.
- Brown, W.L. Jr. 2000. Diversity of ants. Pp. 45-79 In Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bruhl, C.A., G. Gunsalam and K.E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14:285-297.
- Carroll, C.R. and D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:231-257.
- Davidson, D.W., D.A. Samson and E.S. Inouye. 1985. Granivory in the Chihuahuan Desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66:486-502.
- Davidson, D.W., C. Cook, R.R. Snelling and T. Chua. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969-972.
- Delabie, J.H.C.; D. Agosti e I.C. Nascimento. 2000. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. Pp. 1-17. In Agosti; D., J.D. Majer; L. T. Alonso & T. Schultz (eds). *Sampling ground-dwelling ants: case studies from the world's rain forests*. Bulletin, 18 Curtin University, School of Environmental Biology, Perth, Australia.
- Gibb, H, and S.A. Cunningham. 2011. Habitat contrasts reveal a shift in the trophic position of ant assemblages. *Journal of Animal Ecology* 80:119-27.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18:319-323.
- Jaksic, F.M. and R.G. Medel. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82:87-92.

- Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96:500-507.
- Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105:397-404.
- Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology. Pp 9-24 In Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.) *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Lachaud, J. P. 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera Formicidae). *Folia Entomológica Mexicana* 78:241-256.
- LaPolla, J.S. 2004. *Acropyga* (Hymenoptera: Formicidae) of the world. Contributions of the American Entomological Society Vol. 33, No. 3. Gainesville.
- MacArthur, R. and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- Naeem, S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton and R.M. Wooden, R. M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Pacheco, J.A. and W.P. Mackay. 2013. The Systematics and Biology of the New World Thief Ants of the Genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellen Press.
- Petchey, O.L. and K.J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- Prado, P.I. and T.M. Lewinsohn. 2004. Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 74:1168-1178.
- Rojas, P. and C. Fragoso. 2000. Composition, diversity and distribution of a Chihuahuan Desert ant community (Mapimi, México). *Journal of Arid Environments* 44:213-227.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156-162.
- Ryder, K.T., A.L. Mertl, J.F. and A. Traniello. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PLoS ONE* 5(10): e13146.

- Silva, R.R. and C.R.F. Brandão. 2010: Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80:107-124.
- Silvestre, R., C.R.F. Brandão y R.R. Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. Pp. 113-148. In Fernández, F. (ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Simberloff, D. and T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:115-143.
- Tilman, D. and C.L. Lehman. 2002. Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. Pp. 9–41 In Kinzig, A.P., S.W. Pacala and D. Tilman (eds). *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton.
- Valenzuela, J., A. López y A. García. 1994. Ciclo de actividad y aprovisionamiento de *Pachycondyla villosa* (Hymenoptera, Formicidae) en agroecosistemas cacaoteros del Soconusco, Chiapas, Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 91:9-21.
- Ward, P.S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Journal of Hymenoptera Research*, 2 117-168.
- Wheeler, G.C. and J. N. Wheeler. 1986. *The ants of Nevada*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Wilson, J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86:507-522.
- Yanoviak S.P. and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259-266.

Apéndice

Tabla 4. Composición de especies de cada gremio por tipo de vegetación. DU= pastizal, MA=matorral, SB= selva baja caducifolia, SM= selva mediana subperennifolia en La Mancha, Ver.

GREMIO	DU	MA	SB	SM
Depredadoras grandes del suelo y la vegetación				
<i>Ectatomma ruidum</i>				X
<i>Odontomachus brunneus</i>				X
<i>Odontomachus laticeps</i>				X
<i>Pachycondyla crenata</i>				X
<i>Pachycondyla harpax</i>			X	X
<i>Pachycondyla villosa</i>			X	X
Depredadoras pequeñas de la hojarasca				
<i>Strumigenys boneti</i>			X	X
<i>Strumigenys elongata</i>				X
<i>Strumigenys louisianae</i>		X		X
<i>Strumigenys ludia</i>				X
<i>Hypoponera nitidula</i>			X	X
<i>Hypoponera opacior</i>		X		X
<i>Pachycondyla stigma</i>		X		X
Legionarias				
<i>Eciton burchelli</i>				X
<i>Labidus coecus</i>				X
<i>Labidus praedator</i>				X
<i>Neivamyrmex opacithorax</i>			X	
<i>Neivamyrmex pilosus</i>				X
<i>Neivamyrmex rugulosus</i>		X		
<i>Neivamyrmex swainsoni</i>				X
<i>Nomamyrmex esenbecki wilsoni</i>		X		X
Cultivadoras de hongos-cortadoras de hojas				
<i>Atta cephalotes</i>	X	X		
<i>Atta mexicana</i>				X

Cultivadoras de hongos- recolectoras de detritos				
<i>Cyphomyrmex costatus</i>				X
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	X	X	X	X
<i>Mycetosoritis hartmanni</i>			X	
<i>Mycocepurus curvispinosus</i>				X
<i>Mycocepurus smithii</i>			X	X
<i>Myrmicocrypta</i> sp.				X
<i>Sericomyrmex aztecus</i>				X
<i>Trachymyrmex intermedius</i>				X
<i>Trachymyrmex saussurei</i>	X	X		X
Omnívoras arborícolas grandes				
<i>Dolichoderus diversus</i>			X	X
<i>Dolichoderus lutosus</i>		X	X	X
<i>Camponotus cerberulus</i>				X
<i>Camponotus claviscapus</i>				X
<i>Camponotus coloratus</i>		X		X
<i>Camponotus coruscus</i>				X
<i>Camponotus etiolatus</i>			X	X
<i>Camponotus excisus</i>				X
<i>Camponotus linnaei</i>		X	X	X
<i>Camponotus mucronatus</i>		X	X	X
<i>hirsutinasus</i>				X
<i>Camponotus novogranadensis</i>			X	X
<i>Camponotus sericeiventris</i>			X	X
<i>Camponotus conspicuus sharpi</i>				X
<i>Camponotus zoc</i>				X
<i>Camponotus</i> sp. 1LM		X	X	
<i>Cephalotes umbraculatus</i>			X	X
Omnívoras arborícolas pequeñas				
<i>Azteca forelii</i>			X	X
<i>Azteca velox</i>		X	X	X
<i>Myrmelachista skwarrae</i>			X	X
<i>Cephalotes minutus</i>		X		X
<i>Cephalotes scutulatus</i>		X	X	X
<i>Crematogaster corvina</i>			X	
<i>Crematogaster crinosa</i>		X		
<i>Crematogaster curvispinosa</i>			X	X
<i>Crematogaster torosa</i>			X	X

<i>Crematogaster</i> sp. aff. <i>curvispinosa</i>				X
<i>Monomorium floricola</i>				X
<i>Nesomyrmex echinatinodis</i>		X		X
<i>Nesomyrmex wilda</i>		X		
<i>Temnothorax subditivus</i>		X	X	X
Omnívoras del suelo pequeñas y medianas				
<i>Dorymyrmex bicolor</i>	X	X		
<i>Dorymyrmex smithi</i>	X			
<i>Dorymyrmex</i> sp. aff. <i>flavus</i>	X	X		
<i>Megalomyrmex silvestri</i>				X
<i>Pheidole</i> sp. 1			X	X
<i>Pheidole</i> sp. 2			X	X
<i>Pheidole</i> sp. 3			X	X
<i>Pheidole</i> sp. 4			X	X
<i>Pheidole</i> sp. 7		X		
<i>Pheidole</i> sp. 8			X	X
<i>Pheidole</i> sp. 10		X		X
<i>Pheidole</i> sp. 11				X
<i>Pheidole</i> sp. 12			X	
<i>Tetramorium spinosum</i>	X	X		
Omnívoras del suelo muy pequeñas				
<i>Forelius pruinus</i>	X	X		
<i>Brachymyrmex heeri</i>		X	X	
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1LM	X	X	X	X
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2LM				X
<i>Monomorium ebeninum</i>	X	X		X
<i>Solenopsis molesta</i>	X	X	X	X
Omnívoras pseudomirmecinas				
<i>Pseudomyrmex brunneus</i>	X	X		
<i>Pseudomyrmex cubaensis</i>		X		X
<i>Pseudomyrmex ejectus</i>	X	X		
<i>Pseudomyrmex elongatulus</i>		X	X	X
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>			X	X
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>			X	X
<i>Pseudomyrmex ita</i>		X		X
<i>Pseudomyrmex oculatus</i>				X

<i>Pseudomyrmex seminole</i>				X
<i>Pseudomyrmex simplex</i>		X		X
<i>Pseudomyrmex spiculus</i>			X	X
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i>		X	X	X
<i>Pseudomyrmex boopis</i>				X
Oportunistas				
<i>Camponotus atriceps</i>	X	X	X	X
<i>Camponotus planatus</i>	X	X	X	X
<i>Nylanderia steinheili</i>		X	X	X
<i>Paratrechina longicornis</i>	X	X		X
<i>Pheidole punctatissima</i>			X	X
<i>Pheidole susannae</i>		X	X	X
<i>Solenopsis geminata</i>	X	X	X	X
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	X			X
<i>Tetramorium simillimum</i>	X			X
<i>Wasmannia auropunctata</i>	X		X	X
Subterráneas				
<i>Acropyga smithii</i>				X
<i>Solenopsis isopilis</i>			X	X
Total de especies	20	43	47	89

CAPÍTULO V

Hormigas exóticas e invasoras en La Mancha, Ver.

1. Introducción

En todo el mundo la frecuencia de introducción de especies exóticas e invasoras a los ecosistemas naturales va en aumento, debido principalmente a la globalización de las actividades humanas, principalmente el comercio. Se han transportado y mezclado floras y faunas entre prácticamente todas las regiones biogeográficas del mundo.

Este proceso ha sido la mayor causa de extinción de especies nativas en todo el mundo en los últimos siglos. Actualmente, las especies exóticas invasoras son la segunda causa de amenaza y extinción de especies, precedida tan sólo por la pérdida de hábitat (McGlynn 1999).

Como las invasiones biológicas típicamente están asociadas con la perturbación, es difícil conocer su impacto real en la biodiversidad, ya que ésta puede disminuir por causas de la misma perturbación y las especies invasoras no ser las responsables directas (Didham et al. 2005, MacDougall y Turkington 2005). Sin embargo, también se ha planteado la posibilidad de que las invasoras potencien los efectos negativos de la perturbación sobre la biodiversidad, concluyendo varios estudios que la mayor pérdida de diversidad se da cuando se conjuntan la perturbación y las especies invasoras (Bauer 2012, Berman et al. 2013).

Debido a que las hormigas tienen un papel muy importante en los ecosistemas terrestres como depredadoras de insectos, comedoras de semillas, defoliadoras, etc. además de tener interacciones con muchas plantas, otros insectos y hongos (Hölldobler y Wilson 1990, Jolivet 1996, Schultz y McGlynn 2000) la introducción de una hormiga exótica a un ecosistema puede redundar en el desajuste de estas funciones, así como afectar la abundancia y la diversidad de otros insectos (Zimmerman 1970), vertebrados (Holway et al. 2002), y plantas (Horvitz y Schemske 1986).

De las 248 especies de hormigas que han sido transferidas por el hombre hacia lugares fuera de su rango de distribución natural (Miravete et al. 2014), solo una pequeña fracción

de ellas son consideradas invasoras, es decir, con la capacidad de alterar las comunidades naturales originales al competir con otras especies (McGlynn 1999; Suárez et al. 2005).

Las hormigas invasoras tienen características biológicas comunes, tales como la adaptabilidad a un amplio rango de hábitats -principalmente perturbados- poliginia, reproducción de las colonias por división, una gran agresividad interespecífica y hábitos alimenticios generalizados (Passera 1994). Estas especies pueden alimentarse de semillas, artrópodos, detritos y exudados de plantas e insectos (Holway et al. 2002; Ness and Bronstein 2004).

A diferencia de las hormigas viajeras o peregrinas, que en los sitios a los que han sido introducidas generalmente ocupan nichos no ocupados por las hormigas nativas, las invasoras son capaces de monopolizar los recursos y desplazar a las hormigas residentes originales (McGlynn 1999). La pérdida de diversidad mejor documentada es la de fauna de hormigas nativas mediante exclusión competitiva por parte de hormigas invasoras pérdida que puede alcanzar hasta 90% (Hölldobler y Wilson 1990).

Actualmente existe una controversia en cuanto a si las especies invasoras son siempre exóticas, o si las especies nativas pueden también considerarse invasoras en su área natural de distribución. Por un lado se encuentra la opinión basada en un criterio geográfico que tiene como requisito esencial para que las especies se consideren invasoras, que exista una dispersión geográfica (Colautti y MacIsaac 2004), proponiéndose incluso distancias concretas recorridas desde su lugar de origen (Richardson et al. 2000). La adopción de este criterio impide que algunas especies nativas que colonizan y dominan completamente hábitats cercanos sean consideradas invasoras.

El segundo enfoque se basa en la dominancia de las especies en un hábitat distinto del original, lo cual puede ocurrir cerca o lejos del área natural de distribución. En este caso una especie nativa o autóctona también puede ser considerada invasora si coloniza y domina un hábitat cercano (Davis y Thomson 2000). Sin embargo, aún aquellos autores que no aceptan denominar invasoras a las especies nativas, reconocen una gran similitud funcional entre las especies nativas que rápidamente se vuelven dominantes durante la sucesión local y las especies exóticas que invaden un sistema (Meiners 2007); ésto puede estar evidenciando probables mecanismos comunes en las dos situaciones.

En este mismo sentido, Valery et al. (2008) proponen como contexto para definir a las especies invasoras la existencia de la competencia interespecífica (*sensu lato*), en donde la especie invasora demuestra ser superior que otra especie funcionalmente similar, sin excluir necesariamente la dimensión espacial del fenómeno.

En este trabajo seguimos el criterio geográfico para las especies introducidas no invasoras (viajeras) y el criterio de dominancia -en o lejos de su lugar de origen- para las invasoras.

Dos ejemplos claros de especies invasoras nativas que viven en México son *Solenopsis geminata* y *Wasmannia auropunctata*, ambas originarias de las tierras bajas del Neotrópico (Trager 1991, Wetterer y Porter 2003). Estas dos especies son consideradas invasoras en los lugares lejanos hacia los que se han dispersado (McGlynn 1999, Wetterer y Porter 2003).

En México se sabe muy poco sobre las especies introducidas en general, sean o no invasoras. Sánchez-Peña et al. (2005) registraron la presencia en nuestra frontera norte de la invasora de origen brasileño *Solenopsis invicta*, pero en general las menciones a las hormigas introducidas se encuentran en estudios no orientados al tema (Rojas 1996, 2001; Vásquez-Bolaños 2011; Koptur et al. 2013).

En nuestro país las áreas muy perturbadas, como los campos de cultivo y las zonas urbanas, están dominadas por especies invasoras tanto nativas como exóticas (por ej. *Solenopsis geminata* y *Paratrechina longicornis*) (Risch y Carroll 1982, Rojas, datos no publicados), pero de los ecosistemas naturales nada se sabe.

El ingreso de hormigas invasoras a los ecosistemas naturales, dentro y fuera de su rango de distribución natural, y su potencial de ocasionar grandes desequilibrios, debe ser una preocupación en términos de la conservación de nuestras selvas, porque una vez que una hormiga invasora se establece es muy difícil de controlar y virtualmente imposible de erradicar (Holway et al. 2002). Por esta razón se requiere conocer su distribución y abundancia a niveles locales y regionales en diversos hábitats.

En este trabajo nos propusimos establecer una línea base de la riqueza y abundancia de las especies introducidas e invasoras (nativas y exóticas) en cuatro tipos de vegetación

natural en La Mancha, Ver., esperando que sirva de punto de partida para el monitoreo de sus poblaciones en el futuro.

2. Métodos

Las variables utilizadas fueron la riqueza específica relativa y la abundancia relativa de las especies exóticas o invasoras. Se expresan como una proporción de las medidas en la comunidad de hormigas en toda la zona y en cada sitio estudiado. La selección de los atributos a medir se basa en Catford et al. (2012), quienes recomiendan calcular la relación entre riqueza y abundancia para conocer el grado de invasión de un sitio; estos atributos son independientes de la escala por lo que pueden compararse entre localidades de muy diversos tamaños, además de que son relativamente fáciles de medir y pueden utilizarse con diversos taxa.

Para el cálculo de la riqueza específica relativa de las hormigas exóticas e invasoras utilizamos los datos del Apéndice 1 del capítulo III, que comprende las 121 especies encontradas en los cuatro sitios. Para el cálculo de la abundancia relativa (expresada como porcentaje de registros de cada especie en cada sitio) usamos únicamente los datos del muestreo estandarizado que arrojó un total de 97 especies (capítulo III).

3. Resultados

De las 121 especies de hormigas de La Mancha, únicamente seis (5%) son exóticas o invasoras que pueden representar algún tipo de amenaza para las poblaciones nativas.

Riqueza relativa

En el pastizal encontramos la mayor riqueza relativa de exótica e invasoras de toda la zona; el resto de los sitios tuvo una riqueza relativa baja. (Tabla 1).

Abundancia relativa

En la Figura 1 presentamos esquemáticamente la abundancia relativa de cada especie en proporción a la de todas las especies de la comunidad. En todos los sitios la abundancia relativa de *Solenopsis geminata* es mayor del 5% de la abundancia total, estando siempre

entre las seis especies más abundantes; en el matorral ocupa el segundo lugar en abundancia lo que la convierte en una especie dominante en la comunidad. También este sitio tuvo la mayor abundancia relativa de la invasora *Paratrechina longicornis* en toda la zona.

Por último, es la selva mediana el único sitio en donde tres especies invasoras estuvieron entre las seis especies más abundantes de la comunidad, siendo una de ellas la exótica *Monomorium floricola*.

Tabla 1. Número de especies invasoras y su riqueza relativa en cuatro tipos de vegetación de La Mancha, Ver.

	No. especies total	No. especies exóticas/invasoras	Riqueza relativa (%)
Pastizal	21	5	23.8
Matorral	47	2	4.2
Selva baja	50	2	4.0
Selva mediana	102	6	5.9

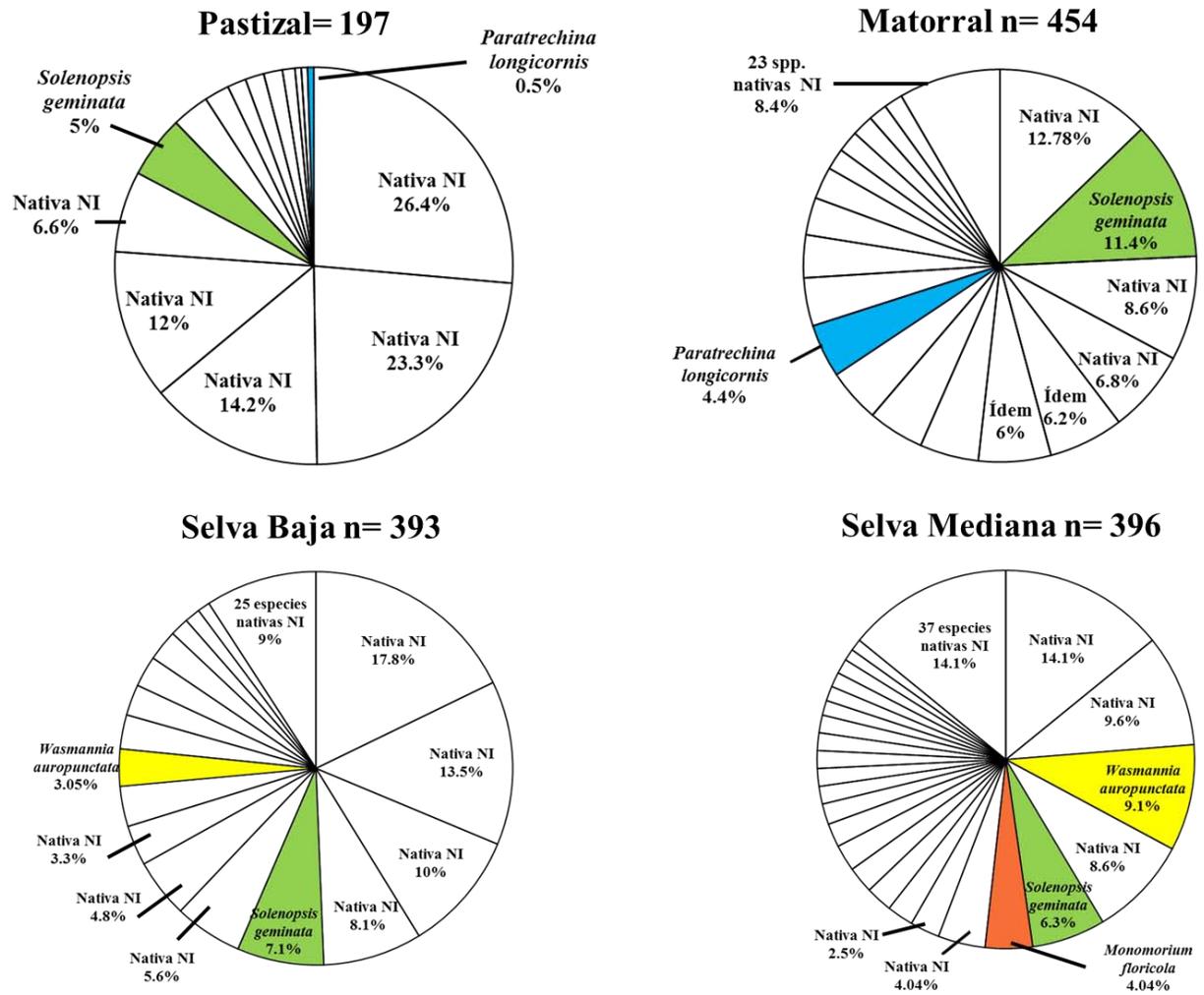


Figura 1. Abundancia relativa de las especies exóticas e invasoras en las comunidades de cuatro tipos de vegetación de La Mancha, Ver. La abundancia está expresada como porcentaje del número de registros de cada especie en relación al total de registros.

Especies exóticas e invasoras encontradas en este estudio

Paratrechina longicornis (Latreille) 1802

Actualmente de distribución pantropical *P. longicornis* probablemente sea originaria de Melanesia o del sureste de Asia (Wetterer 2008). Fue descrita a partir de ejemplares de Senegal (Trager 1984) por lo que se pensaba que era una especie africana. En la literatura en inglés se le llama “hormiga loca” por su característica manera de caminar rápida y aparentemente errática.



Esta especie vive en toda clase de lugares perturbados, tanto rurales como urbanos de los trópicos y subtropicos del mundo y puede vivir en habitaciones climatizadas de sitios fríos en Europa y Nueva Zelanda (Wetterer 2008). También se le ha encontrado en ecosistemas naturales como dunas costeras, bosques secos, selva tropical, etc. desde el nivel del mar hasta los 1800 m. en donde las colonias son oportunistas de cavidades. Las obreras son detritívoras generalistas y de reclutamiento rápido a cualquier alimento (cadáveres de insectos, semillas, secreciones dulces de plantas e insectos, frutos, etc.). Es considerada invasora (McGlynn 1999) y está documentado que en unos cuantos años es capaz de desplazar a otras especies de hormigas (Wetterer et al. 1999), (más información sobre su biología en Nickerson y Barbara (2009).

En La Mancha esta especie se encontró en tres de los cuatro sitios estudiados. En el pastizal es muy escasa y se capturó una sola vez con trampa de caída; en el matorral es moderadamente abundante en las trampas, anida en el suelo y repetidamente la observamos alimentándose de secreciones de hemípteros de la familia Membracidae en tallos de

Mimosa chaetocarpa. En la selva mediana no fue capturada por ninguna trampa, pero la encontramos recorriendo el tronco de un gran *Ficus obtusifolia* Kunth en un sendero multiespecífico de más de 12 especies; también la encontramos dentro de troncos podridos y capturando termitas vivas.

Monomorium floricola Jerdon 1851

Es una de las especies más ampliamente distribuidas en los trópicos y subtrópicos del mundo. Fue descrita en 1851 con ejemplares colectados en la India y poco después se registró en sitios tan distantes como Malasia, Polinesia, el Caribe y Sudamérica; se colectó en México desde 1888 (Wetterer 2010). Ocasionalmente vive en invernaderos y en sitios con calefacción de Europa y Estados Unidos. Actualmente existe consenso, con base en la distribución de especies muy cercanas, de que esta especie es originaria de Asia tropical. Debido a que es muy pequeña, camina lento y es predominantemente arborícola puede pasar inadvertida, sin embargo se le ha registrado en cultivos de gusano de seda, piña y coco, y dentro de hospitales. Sobre su presencia en sitios naturales la información es escasa, pero aparentemente ha logrado gran éxito en los manglares del mundo (Delabie et al. 2006).



En nuestra localidad esta especie se encontró solamente en la selva mediana con abundancias moderadas; se capturó mediante trampas de caída, cebos arbóreos y manualmente; se colectó también en la inflorescencia de una orquídea y recorriendo en columna los troncos de *Ficus obtusifolia*.

Solenopsis geminata (Fabricius) 1804

De probable origen sudamericano, esta especie se dispersó de manera natural hacia el norte hasta el sureste de Estados Unidos (Trager 1991) y ya en tiempos históricos fue introducida a África, Australia, Asia y las islas del Pacífico y del Océano Índico (Hollway et al. 2002). Esta especie ocasiona daños a la biota nativa de los lugares en donde ha sido introducida, principalmente en islas, en donde ha impactado negativamente a las poblaciones de vertebrados e invertebrados (Wetterer y O'Hara 2002, Nafus 1993). En cuanto a otras hormigas, desplaza a especies dispersoras de semillas (Ness and Bronstein 2004) y tiene efectos devastadores en las comunidades de islas (McGlynn 1999).



Como era de esperarse, ya que es una especie propia de la región, *S. geminata* se encuentra en todos los sitios estudiados en este trabajo. Sin embargo no esperábamos encontrar tan grandes abundancias en las dos selvas, los sitios con mayor cobertura de la zona, en las que esta especie ocupa el 5° lugar en el porcentaje de registros. En el matorral fue aún más abundante y es la segunda especie en importancia en este sitio; en el pastizal, a diferencia de los otros sitios, su abundancia relativa es muy baja. Esta especie es una de las más frecuentes en las trampas y en los cebos.

La información detallada de esta especie en La Mancha se encuentra en los estudios de caso 1 y 2 en el apéndice de este capítulo; el estudio de caso 1 se refiere únicamente a las hormigas del suelo, por lo que las discrepancias en los valores de número de especies se deben a que se utilizaron únicamente las especies capturadas con las técnicas para el estrato suelo del muestreo estandarizado (capítulo III) (independientemente de si era o no su sitio

de anidación). De cualquier forma los patrones de abundancia de las invasoras son los mismos.

Wasmannia auropunctata Roger 1863

Esta hormiga invasora probablemente es nativa de los bosques de tierras bajas del Neotrópico, con distribución desde el noreste de México hasta Argentina y en la mayor parte del Caribe (Wetterer y Porter 2003). Ha sido introducida en las regiones tropicales y subtropicales del resto del mundo y se encuentra en gran cantidad de islas en donde representa una seria amenaza para la fauna nativa, incluyendo a las comunidades de hormigas (Lubin 2008, Wetterer y Porter 2003). Dentro de su rango nativo de distribución esta especie es común en los bosques sin disturbio, pero no llega a ser una especie dominante (Tennant 1994). En cambio en áreas perturbadas como los cultivos agrícolas, *W. auropunctata* puede ser extremadamente abundante y constituirse en plaga favoreciendo las poblaciones de hemípteros (de Souza et al. 1998). Esta especie anida en gran variedad de sitios, como en el suelo, bajo piedras, en troncos podridos, dentro de ramas, en epífitas, etc., incluyendo sitios soleados o sombreados (Deyrup et al. 2000).



Existe alguna evidencia de que esta especie afecta a las comunidades de hormigas nativas de los bosques naturales; en bosques secos de Colombia Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003) encontraron una correlación negativa entre la abundancia de *W. auropunctata* y la diversidad de hormigas nativas. En México no se han hecho estudios con esta especie.

En La Mancha esta especie es muy escasa en el pastizal y se le capturó una sola vez con un cebo subterráneo; no la encontramos en el matorral y si está es probable que también sea muy escasa. Es moderadamente abundante en la selva baja en donde aparece muy pocas veces en las trampas de caña, pero es frecuente en los cebos tanto en los árboles como en el suelo; en este sitio se le encontró anidando en gran cercanía con *Mycocepurus smithii*, lo que puede indicarnos que es cleptobiótica. En la selva mediana es una de las cinco especies más abundantes, forrajea en el suelo y en la vegetación y también acude a los cebos.

Tetramorium bicarinatum (Nylander 1846)

Es otra de las especies más ampliamente distribuidas en los trópicos y subtrópicos del mundo, con excepción de África continental y Asia occidental. La mayoría de los registros de esta especie son de las islas de Oceanía y del Caribe. Como otras especies viajeras también puede vivir en zonas frías pero dentro de invernaderos o habitaciones con calefacción (Wetterer 2009).



Debido a su nombre común “hormiga de Guinea” se pensó durante un tiempo que esta especie era originaria de África, sin embargo ahora se sabe, con base en el análisis de su distribución y la de sus especies más cercanas, que es originaria de la región Indo-Pacífica (Bolton 1977). En México se colectó por primera vez en 1855 (Wetterer 2009). En algunos sitios, principalmente islas, *T. bicarinatum* puede tener efectos devastadores en la

fauna nativa. En islas coralinas de Australia por ejemplo, Greenslade (2008) observó que la abundancia de esta especie aumentó 100 veces en solo 10 años y que redujo drásticamente la abundancia de otros invertebrados.

Aunque *T. bicarinatum* ha sido considerada una plaga agrícola en algunos lugares (Mann 1920) también ha sido utilizada en el control biológico por ser depredadora de otros insectos (Wetterer 2009). En México es una especie muy poco abundante y nunca hemos observado ni tenido noticias de que constituya un problema agrícola ni urbano.

En La Mancha a esta especie la encontramos únicamente en el pastizal y en la selva mediana, en ambos sitios por colecta directa, pues no acude a los cebos ni cae en las trampas. También se le encontró en el manglar en donde anida dentro de los tallos del helecho *Acrostichum danaeifolium* a los cuales entra por perforaciones hechas por las larvas de una mariposa (Mehltreter et al. 2004).

Tetramorium simillimum (Smith) 1851

Especie viajera actualmente de distribución cosmopolita, *T. simillimum* probablemente es de origen africano, ya que la mayoría de las especies del género son de la región Etiópica (Bolton 1977). Esta especie está ampliamente distribuida en los trópicos del mundo.



Aunque tenemos muy pocos registros de esta especie en La Mancha y pudiéramos considerarla escasa no conocemos su verdadera abundancia, pues en nuestra localidad es una especie críptica y la capturamos solamente mediante la revisión de monolitos de suelo.

La encontramos en el pastizal y en la selva mediana; en los alrededores la hemos colectado en cultivos de maíz y caña de azúcar.

Finalmente, dentro de la reserva de La Mancha pero fuera de nuestros sitios de estudio hemos encontrado otras especies exóticas tales como *Strumigenys emmae*, *S. margaritae*, *Allomerus* sp., dos especies de *Cardiocondyla* y otras, que merecerían el estudio detallado de sus poblaciones. Asimismo, un muestreo reciente de la hojarasca en las selvas baja y mediana reveló por primera vez la presencia de *Monomorium pharaonis*, hormiga exótica de probable origen africano.

4. Discusión

Los ecosistemas costeros y las especies exóticas

Aunque la mayoría de los ecosistemas del mundo albergan especies de hormigas exóticas e invasoras, los ecosistemas costeros son los más propensos a tener mayor número de estas especies, ya que generalmente llegan a los puertos comerciales junto con las mercancías, o bien por el mar en objetos o plantas flotantes (McGlynn 1999). Además, por norma general estas especies se establecen en sitios perturbados como las costas, que son ambientes con mucho disturbio natural causado por la fuerza y salinidad del viento, los huracanes, etc.

Por otro lado, las condiciones de conservación de la matriz ecológica en la que se encuentren los ecosistemas son determinantes para las invasiones, pues un entorno perturbado con especies exóticas propiciará la colonización de estas especies hacia los ecosistemas conservados. En la región en la que se ubica la reserva de La Mancha la vegetación natural ha desaparecido casi totalmente, quedando únicamente fragmentos de vegetación secundaria, prevaleciendo los potreros y los cultivos de maíz y caña de azúcar.

Por su carácter de ambiente costero y por estar inmersa en una matriz de disturbio la vegetación de dunas costeras de La Mancha es muy propensa a albergar especies exóticas e invasoras.

Importancia de las hormigas exóticas e invasoras en La Mancha

De los cuatro tipos de vegetación, el pastizal fue el sitio con mayor número de especies exóticas e invasoras en relación a la riqueza de su comunidad. Este resultado es congruente con el hecho de que el pastizal corresponde a la fase más temprana de la sucesión vegetal en la zona, lo que le confiere las condiciones de mayor estrés ambiental y por lo tanto, un ambiente favorable para el establecimiento de las hormigas exóticas e invasoras. Además de esto en el pastizal la comunidad tiene pocas especies, lo que se ha reconocido como una condición facilitadora para el establecimiento de las invasoras (Armbrecht y Ulloa-Chacón 2003, Fargione et al. 2003).

Sin embargo, al considerar las abundancias relativas en la comunidad, estas especies no son importantes ya que en este sitio dominan tres especies de *Dorymyrmex* que son nativas no invasoras. Además, la invasora nativa *Solenopsis geminata* tiene baja abundancia relativa (ver estudio de caso 2 en el apéndice de este trabajo), mientras que la invasora exótica *Paratrechina longicornis* tiene problemas para prosperar.

El matorral y la selva baja tienen la menor riqueza relativa con solo dos especies exóticas o invasoras. Es interesante que el matorral es el sitio en que se encuentran las mayores abundancias relativas de la invasora nativa *S. geminata*, y de la invasora exótica *P. longicornis*. Ambas especies fueron observadas alimentándose de exudados de hemípteros, por lo que pudieran estar compitiendo por este recurso. La comunidad del matorral merece una mayor investigación, pues en este sitio encontramos la mayor abundancia de hormigas de toda la zona (ver capítulo III de este trabajo).

La selva baja fue el único sitio que no tuvo especies exóticas, conteniendo dos especies invasoras nativas y con abundancias relativamente bajas; será muy interesante conocer las razones de la resistencia de esta selva a las especies exóticas.

Finalmente, en la selva mediana encontramos a todas las especies exóticas e invasoras de la zona. Debido a la gran riqueza de especies de este sitio, la contribución de estas especies a la riqueza relativa no es importante. Sin embargo, respecto a su abundancia relativa sobresalen dos invasoras nativas (*S. geminata* y *W. auropunctata*) y una especie exótica viajera (*Monomorium floricola*); estas tres especies juntas representan casi el 20% de la abundancia de hormigas en esta selva. Por la riqueza y abundancia relativa de exóticas

e invasoras podemos considerar a la selva mediana el sitio más “invadido” de los cuatro tipos de vegetación estudiados aquí.

Conocimiento de la estructura de la comunidad

Actualmente se considera que para el estudio de las hormigas invasoras es necesario conocer la estructura de las comunidades naturales a las que han logrado penetrar (Ward 2008 y citas incluidas). Los atributos más importantes a tomar en cuenta son la riqueza y la abundancia de las especies, la estructura de gremios y la partición espacial.

Conocer la estructura de gremios funcionales de la comunidad nos puede ayudar a entender qué nichos pudieran estar ocupando estas especies, definidas generalmente como generalistas y oportunistas (Passera 1994). Aunque en plantas se ha encontrado que las especies residentes inhiben el desarrollo de las especies exóticas de su propio gremio funcional (Fargione et al. 2003), en el caso de las hormigas esto no siempre es así, ya que al ser generalistas pueden potencialmente competir con especies de distintos gremios funcionales. Por ejemplo, Koptur et al. (2013) encontraron a *Paratrechina longicornis* (invasora exótica), *S. geminata* y *Wasmannia auropunctata* (invasoras nativas) alimentándose de néctar extrafloral de un helecho, junto con otras especies nativas.

Línea base de monitoreo

La detección temprana y el monitoreo de las especies invasoras son necesarios para proteger a las comunidades naturales, sobre todo en ambientes susceptibles como la vegetación de dunas costeras. Estas especies son generalmente muy pequeñas, por lo que pasan desapercibidas durante un buen tiempo, y solo se detectan cuando ya son muy abundantes y constituyen una amenaza para las comunidades nativas. El monitoreo periódico y lo más frecuente posible permite también detectar nuevas introducciones; por ejemplo, nosotros hemos visitado la zona desde hace más de 20 años y solo es hasta recientemente que encontramos a la invasora exótica *Monomorium pharaonis* en el suelo de la selva mediana.

Finalmente, el hecho de haber establecido en este trabajo la línea base de monitoreo de las hormigas exóticas e invasoras en La Mancha, nos ha abierto múltiples perspectivas

de estudios a futuro, tales como los de las interacciones de estas especies con la comunidad de hormigas, la velocidad de invasión y el impacto en procesos clave en estos ecosistemas.

5. Literatura citada

- Armbrecht, I. and P. Ulloa-Chacón. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology* 32:542-547.
- Berman, M., A.N. Andersen and T. Ibanez. 2013. Invasive ants as back-seat drivers of native ant diversity decline in New Caledonia. *Biological Invasions* 15:2311-2331.
- Bauer, J.T. 2012. Invasive species: “back-seat drivers” of ecosystem change? *Biological Invasions* 14:1-10.
- Bolton, B. 1977. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Oriental and Indo-Australian regions, and in Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 36:67-151.
- Catford, J.A., P.A. Vesk, D.M. Richardson and P. Pysek. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. *Global Change Biology* 18:44-62.
- Colautti, R.I. and H.J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions* 10:135-141.
- Davis, M.A. and K. Thompson. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81: 226-230.
- Delabie, J.H.C, V.R.L. Paim, J.C. do Nascimento, S. Campiolo e C.F.S. Mariano. 2006. As formigas como indicadores biológicos do impacto humano em manguezais da costa sudeste da Bahia. *Neotropical Entomology* 35: 602-615.
- De Souza, A. L. B., J. H. C. Delabie and H. G. Fowler. 1998. *Wasmannia* spp. (Hym. Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *Journal of Applied Entomology* 122:339-341.
- Deyrup, M., L. Davis and S. Cover. 2000. Exotic ants in Florida. *Transactions of the American Entomological Society* 126:293-326.

- Didham, R.K., J.M. Tylianakis, M.A. Hutchison, R.M. Ewers and N.J. Gemmill. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20:470-474.
- Fargione, J., C. S. Brown and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:8916-8920.
- Greenslade, P. 2008. Climate variability, biological control, and an insect pest outbreak on Australia's Coral Sea islets: lessons for invertebrate conservation. *Journal of Insect Conservation* 12:333-342.
- Holway, D.A., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui and T.J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions, *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:181-233.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18:319-23.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and Plants. An Example of Coevolution*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Koptur, S., M. Palacios-Ríos, C. Díaz-Castelazo, W.P. Mackay and V. Rico-Gray. 2013. Nectar secretion on fern fronds associated with lower levels of herbivore damage: field experiments with a widespread epiphyte of Mexican cloud forest remnants. *Annals of Botany* 111:1277-1283.
- Lubin, Y.D. 2008. Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 229-242.
- Macdougall, A.S. and R. Turkington. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42-55.
- Mann, W.M. 1920. Additions to the ant fauna of the West Indies and Central America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 42:403-439.

- McGlynn, T.P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26: 535-548.
- Mehltreter, K., P. Rojas and M. Palacios-Ríos. 2003. Moth larvae-damaged giant leather-fern *Acrostichum danaeifolium* as host for secondary colonization by ants. *American Fern Journal* 93: 49-55.
- Meiners, S.J. 2007. Native and exotic plant species exhibit similar population dynamics during succession. *Ecology* 88:1098-1104.
- Miravete V., N. Roura-Pascual, R.R. Dunn and C. Gómez. 2014. How many and which ant species are being accidentally moved around the world? *Biological Letters* 10:20140518.
- Nafus, D.M. 1993. Movement of introduced biological control agents onto nontarget butterflies, *Hypolimnas* spp. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Environmental Entomology* 22:265-272.
- Ness, J.H and J.L. Bronstein. 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biological Invasions* 6:445-461.
- Nickerson, J.C. and K.A. Barbara. 2009. http://entnemdept.ufl.edu/creatures/urban/ants/crazy_ant.htm; acceso 20 junio 2014).
- Passera, L. 1994. Characteristics of tramp species. Pp. 23-43 In Williams, D.F. (ed.). *Exotic Ants. Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmanek, G. Barbour, F. Dane Panetta and C.J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Risch, S.J. and C.R. Carroll. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63:1979-1983.
- Rojas, P. 1996. Formicidae. Pp. 483-500 In Llorente, J., A.N. García-Aldrete y E. González (eds.). *Biodiversidad de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. U.N.A.M.-CONABIO.

- Rojas, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), Número especial 1:189-238.
- Sánchez-Peña, S.R., R.J. Patrock and L.R. Gilbert. 2005. The red imported fire ant is now in Mexico: documentation of its wide distribution along the Texas-Mexico border. *Entomological News* 116:363-366.
- Schultz, T.R. and T.P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms. Pp. 35-44. In Agosti, D., J. Majer, L.E. Alonso and T. Schultz (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Suarez, A.V., D.A. Holway, and P.S. Ward. 2005 The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102:17 032-17 035.
- Tennant, L. E. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panamá. Pp. 80-90 In Williams, D.F. (ed). *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder.
- Trager, J.C. 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology* 9:51-162.
- Trager, J.C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99:141-198.
- Valery, L., H. Fritz, J.C. Lefeuvre and D. Simberloff. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10:1345.
- Vásquez-Bolaños, M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana* 18:95-133.
- Ward, D. 2008. Ecological partitioning and invasive ants (Hymenoptera: Formicidae) in a tropical rain forest ant community from Fiji. *Pacific Science* 62:473-482.
- Wetterer, J.K. 2008. Worldwide spread of the longhorn crazy ant, *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 11:137-149.

- Wetterer, J.K. 2009. Worldwide Spread of the Penny Ant, *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 54:1-20.
- Wetterer, J.K. 2010. Worldwide spread of the flower ant *Monomorium floricola* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 13:19-27.
- Wetterer, J.K. and B.C. O'Hara. 2002. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Dry Tortugas, the outermost Florida Keys. *Florida Entomologist* 85:303-307.
- Wetterer, J.K. and S.D. Porter. 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* 42:1-41.
- Wetterer, J.K., S.E. Miller, D.E. Wheeler, C.A. Olson, D.A. Polhemus, M. Pitts, I.W. Ashton, A.G. Himler, M.M. Yospin, K.R. Helms, E.L. Harken, J. Gallaher, C.E. Dunning, M. Nelson, J. Litsinger, A. Southern and T.L. Burgess. 1999. Ecological Dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae), an Invasive Tramp Ant, in Biosphere 2. *The Florida Entomologist* 82:381-388.
- Zimmerman, E.C. 1970. Adaptive radiation in Hawaii with special reference to insects. *Biotropica* 2:32-38.

6. Estudio de caso 1. Invasión de *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) a los sitios naturales de La Mancha, Ver.

Segunda parte del trabajo: Fragoso, C. y **P. Rojas**. 2009. Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. Pp. 81-107. In: Aragón, G.A., M.A. Damián y J.F. López-Olguín (eds.). Manejo Agroecológico de Sistemas. Vol. I. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México. ISBN: 978-607-487-111-1.

MANEJO AGROECOLÓGICO DE SISTEMAS VOL. I



**Agustín Aragón García
Miguel Ángel Damián Huato
Jesús Francisco López Olguín**

Editores



5

INVASIONES EN EL SUELO: LA LOMBRIZ DE TIERRA *Pontoscolex corethrurus* Y LA HORMIGA *Solenopsis geminata* EN LOS ECOSISTEMAS TROPICALES DE MÉXICO

Carlos Fragoso
Patricia Rojas

Red de Biodiversidad y Sistemática
Grupo Invertebrados del suelo
Instituto de Ecología, A.C.
Km. 2.5 Car. Antigua a Coatepec 351
Congregación El Haya
Xalapa 91070, Veracruz, México
carlos.fragoso@inecol.edu.mx

EN: MANEJO AGROECOLÓGICO DE SISTEMAS VOL. I. Aragón G.A., M.A. Damián H. y López-Olguín J.F. (Eds.). 2009. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. pp. 81-107.
ISBN: 978-607-487-111-1

RESUMEN

Se presentan dos casos de invasiones dentro del suelo en México, el de la lombriz exótica *Pontoscolex corethrurus* y el de la hormiga nativa *Solenopsis geminata*. *P. corethrurus* es una especie ampliamente distribuida en todo el mundo y la más común en nuestro país, tanto en ecosistemas naturales como en sistemas perturbados. Se muestra que las comunidades nativas diversas y los suelos arenosos constituyen frenos a la invasión de los ambientes naturales y que la fragmentación potencia la invasión. Se revisan las características de la especie invasora *S. geminata*, y su impacto en los ecosistemas naturales y agrícolas. Se demuestra que en La Mancha, Veracruz ha logrado invadir los ecosistemas costeros, siendo más frecuente en el matorral y en la selva baja. Este patrón se explica por una menor cobertura vegetal y por una comunidad pobre de especies nativas resistentes. La selva mediana y las dunas resisten la invasión de esta especie, debido probablemente a la insolación del suelo: baja en la selva mediana y muy alta en las dunas.

Palabras clave: invasoras, exóticas, nativas, trópicos, fragmentación, La Mancha, Veracruz.

INTRODUCCIÓN

Desde que el hombre comenzó a desplazarse se inició el flujo de especies comensales asociadas a él. Este movimiento de especies se intensificó con el advenimiento de la navegación marítima y los grandes viajes intercontinentales, iniciados formalmente en los siglos XV y XVI. Desde entonces, el flujo de especies accidental o intencional no ha cesado, de tal modo que prácticamente no existe un continente, país o región en que no se haya establecido una especie llevada por el hombre.

En la actualidad este proceso ha alcanzado proporciones de tal magnitud, que la comunidad científica esta evaluando su impacto en el funcionamiento de los ecosistemas y, sobre todo, en las comunidades de especies nativas. Se han publicado varios libros sobre el tema y, por ejemplo, a partir de 1999 apareció la revista *Biological Invasions* que desde entonces ha estado publicando diversos artículos sobre este tema; recientemente la revista TREE publicó un número especial sobre la misma temática (2007, volumen 22 No. 9).

Las especies invasoras son organismos (usualmente transportadas por el hombre) que logran establecerse por sí mismas y de manera exitosa y dominante en un ecosistema persistente nativo (IUCN-ISSG, 2009 <http://www.issg.org/>). Ante la gran cantidad de términos usados para referirse a una especie invasora ("alien", exótica, no indígena, importada, introducida, no nativa, etc.) Valéry *et al.* (2008) sugieren restringir el término para definir a las especies invasoras solamente con base en la superioridad competitiva ante la desaparición de obstáculos, la rápida proliferación y su dominio en los ecosistemas.

A nivel global en los ecosistemas terrestres, se le ha dado un mayor reconocimiento a las invasiones de plantas, vertebrados e insectos generalmente

área conservada, mayor será la probabilidad de sobrevivencia de especies nativas y endémicas.

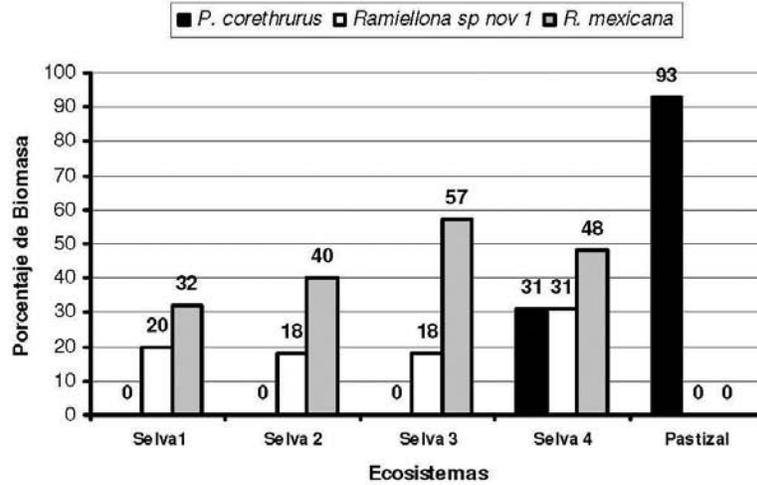


Figura 5. Porcentaje de biomasa de la especie invasora *P. corethrurus* y las nativas *Ramiellona sp nov.1* y *Ramiellona mexicana*, en cuatro selvas altas y un pastizal en las inmediaciones de la Estación de la UNAM, en Los Tuxtlas, Veracruz. La selva 4 está más cerca de los edificios de la estación; las otras selvas están al menos a un kilómetro de distancia.

ESTUDIO DE CASO 2: INVASIÓN DE *Solenopsis geminata* A SITIOS NATURALES DE LA MANCHA, VER.

INTRODUCCIÓN

Solenopsis geminata (Fabricius) es una hormiga de tamaño mediano, de color castaño rojizo o negro, polimórfica, con soldados de cabeza enorme, obreras muy agresivas y cuya picadura es muy dolorosa. Con esta breve descripción podemos reconocer a esta especie, omnipresente en los cultivos tropicales y en los ecosistemas naturales con disturbio de México.

A nivel mundial *S. geminata* está entre las seis hormigas invasoras más importantes, de alrededor de 150 especies introducidas por el hombre a nuevos ambientes alrededor del mundo (McGlynn, 1999).

Aunque son muy dependientes del hombre para llegar a nuevos lugares, las hormigas invasoras tienen características especiales que las hacen ser muy exitosas al penetrar a los ecosistemas naturales, en donde frecuentemente reducen la diversidad nativa de hormigas y afectan a otros organismos directa e indirectamente (Holway *et al.*, 2002).

S. geminata fue Descrita en 1804 por Fabricius con una reina de la localidad "America meridionali", por lo que desconocemos el lugar exacto del que proviene el ejemplar tipo. Ahora sabemos que *S. geminata* forma parte de un grupo de especies con origen en Sudamérica y que se dispersó de manera natural hacia el norte hasta llegar al sureste de los Estados Unidos (Trager, 1991). Algunas poblaciones, incluyendo las del Caribe, pueden ser resultado del transporte humano (Ross *et al.*, 1987).

Las actividades humanas, principalmente el comercio han dispersado a esta especie hacia numerosas zonas tropicales y subtropicales del mundo en Norteamérica, Sudamérica, Africa, Australia, Asia y las islas del Pacífico y del Océano Indico (Hollway *et al.*, 2002). A algunos sitios llegó desde hace mucho tiempo, como es el caso de Hawai en donde está bien establecida desde 1870 (Reimer *et al.*, 1990).

En la actualidad *S. geminata* sigue dispersándose, como lo indican el primer registro de su presencia en Dubai, Arabia (Collingwood *et al.*, 1997) y las nuevas poblaciones detectadas en el norte de Australia (Hoffmann y O'Connor, 2004). Aunque prefiere las zonas cálidas existen registros de su presencia también en sitios templados (China, Wheeler, 1927; Canadá, Ayre, 1977, citado por Taber, 2000).

En México tiene una amplia distribución, siendo escasa por arriba de los 1400 msnm (Rojas, datos no publicados) pero extremadamente abundante en las tierras bajas del este y sureste del país (Rojas *et al.*, 2006). Esta especie presenta una forma roja y una forma negra. En México parece que la forma roja es más abundante que la negra tanto en sitios abiertos como en selvas con disturbio.

Hábitat y capacidad de colonizar

En su rango de distribución original *S. geminata* anida en sitios abiertos de ecosistemas perturbados de las tierras bajas y húmedas (Risch y Carroll, 1982) en una amplia variedad de tipos de suelo (Taber, 2000). Se ha encontrado que mientras más frecuentemente sea perturbado un sitio, más probable es que *S. geminata* sea la especie dominante de la comunidad de hormigas (Risch y Carroll, 1982). Cuando ha logrado penetrar a la selva o al bosque se encuentra siempre en los micrositios más abiertos (Taber, 2000).

Esta especie coloniza los lugares perturbados muy rápidamente, alcanzando altas densidades de población en cuestión de semanas; es probable que su rápido incremento en abundancia se deba a la migración hacia el sitio de colonias completas, más que a la fundación de nuevas colonias (Perfecto 1991). En las tierras bajas de México no está solamente en los sitios abiertos, sino que penetra a sitios boscosos perturbados, aunque se mantiene en bajas densidades; esto lo hemos encontrado en selvas de los estados de Veracruz, Tabasco y Chiapas. En las zonas montañosas está restringida a vivir en sitios insolados como los agroecosistemas; en sitios con alta cobertura no hay *S. geminata* (Rojas, datos no publicados).

Los principales atributos de *S. geminata* que la hacen ser una especie invasora exitosa, son su adaptabilidad a un amplio rango de hábitats, sus hábitos alimenticios omnívoros, su gran agresividad interespecífica y a la existencia de poliginia en algunas poblaciones (Ulloa-Chacón y Cherix, 1990). La poliginia (existencia de varias reinas funcionales dentro de una colonia) aumenta la probabilidad de que una fracción de la colonia sea capaz de fundar una nueva colonia autónoma (Hölldobler y Wilson, 1990).

Poblaciones

Cada colonia madura de *S. geminata* alcanza una población de cientos de miles de obreras (Perfecto 1994), lo que le da gran capacidad de forrajeo, mientras que la densidad de los nidos varía mucho y depende de si las colonias son poligínicas o no en esa población. La cantidad de nidos en un sitio varía desde 24 nidos/ha en Estados Unidos, hasta 2,500/ha en México y 3,700/ha en la India (McInnes y Tschinkel, 1995; MacKay *et al.*, 1990; Veeresh, 1990).

Importancia ecológica y económica

Dada la gran variedad de roles ecológicos de las hormigas, la introducción de una especie invasora a ecosistemas naturales puede afectar la diversidad y abundancia de muchas otras especies. La pérdida de la diversidad mejor documentada es la de la fauna de hormigas nativas mediante desplazamiento competitivo (Hölldobler y Wilson, 1990), disminución que puede alcanzar hasta un 90% (Porter & Savignano, 1990). Respecto a otros insectos, Zimmerman (1970, citado por Krushelnycky *et al.* (2005) registró en Hawai la extinción de una mosca áptera del suelo, poco después de la introducción de la hormiga invasora *Pheidole megacephala*.

También algunas especies de vertebrados se han visto afectadas; Holway *et al.* (2002) registran en Estados Unidos que la invasora *S. invicta* depreda los nidos de al menos siete especies de aves y nueve de reptiles.

Por último, las plantas también pueden padecer los efectos de las invasiones, como es el caso de las plantas mirmecócoras, quienes ofrecen en su semilla una recompensa nutritiva para sus hormigas dispersoras. En México se ha documentado que dos especies invasoras (*S. geminata* y *Wasmannia auropunctata*) interfieren con la dispersión de las semillas de una planta nativa (Horvitz y Schemske, 1986).

Pocos de estos fenómenos están estudiados en *S. geminata*, mientras que existen numerosos trabajos sobre su dinámica en los campos de cultivo. En los cultivos agrícolas, esta especie puede volverse plaga de varias maneras, por ejemplo, protegiendo a hemípteros vectores de enfermedades de las plantas, protegiendo a malezas de los herbívoros, impidiendo que los polinizadores acudan a las plantas, consumiendo semillas recién sembradas, etc. (Carrol y Risch, 1983). Pero, aunque *S. geminata* puede ser muy nociva, el efecto general que tiene en los cultivos puede ser benéfico. Este es el caso de los cultivos de las regiones cálido-húmedas de México y Centroamérica, en donde es la especie de hormiga más abundante y prácticamente desplaza a todas las demás, por lo que los recursos disponibles son

aprovechados mayoritariamente por ella. Es así que se vuelve una importante reguladora de las poblaciones de insectos, y al ser una depredadora denso-dependiente puede controlar eficientemente a los insectos plaga, sobre todo cuando éstos se encuentran distribuidos de manera agregada (Perfecto, 1991). En cafetales y huertas de naranja, por ejemplo, captura a las larvas de la mosca de la fruta *Ceratitis capitata* que caen al suelo para pupar (Eskafi y Kolbe, 1990). En Filipinas, *S. geminata* ha resultado de gran ayuda para los agricultores al combatir al hemíptero plaga del arroz *Nilaparvata lugens*, con una eficiencia mayor que la de todo el ensamble de depredadores del cultivo (Way *et al.*, 2002).

Otro de sus hábitos, la granivoría, puede tener efectos tanto negativos como positivos; como *S. geminata* consume semillas pequeñas y medianas, en los pastizales para el ganado o en cultivos de cereales de grano pequeño puede ser perjudicial, mientras que en los policultivos tropicales de maíz, frijol y calabaza puede ser útil al consumir más del 95% de las semillas pequeñas de malezas (Carroll y Risch, 1984).

La invasión de *Solenopsis geminata* a los ecosistemas naturales, dentro y fuera de su rango de distribución natural y su potencial de ocasionar grandes desequilibrios, debe ser una preocupación en términos de la conservación de nuestras selvas. Este problema es particularmente preocupante, porque una vez que una hormiga invasora se establece, es muy difícil de controlar y virtualmente imposible de erradicar (Holway *et al.*, 2002).

En el estudio de caso que ilustra esta sección estimamos las abundancias de *S. geminata* en relación al ensamble de especies que vive en el suelo. Se estudiaron cuatro sitios cercanos con vegetación natural.

MÉTODOS

Zona de estudio

La Reserva Natural de La Mancha (CICOLMA) comprende una superficie aproximada de 96 ha y se localiza en la parte central de la costa del Estado de Veracruz, entre los 19°35'12"N y 96°22'18"O, en el Municipio de Actopan. El clima de la zona es cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 25 °C y una precipitación de 1200-1500 mm anuales ($Aw_1(w)(i)gw''$) (Castillo-Campos y Medina, 2002).

Sitios de estudio

Selva mediana subperennifolia (SM). Se encuentra en la hondonada más antigua de la reserva sobre suelo arenoso y terreno plano. Su estrato arbóreo mide entre 6 y 20 m de altura con algunos elementos de vegetación secundaria.

Selva baja caducifolia (SB). Se desarrolla en terrenos con pendiente moderada a fuerte y suelos arenosos. La altura máxima de sus elementos arbóreos es de 12 m.

Matorral (MA). Se desarrolla en las hondonadas húmedas interdunas con estrato arbóreo hasta de 10 m de altura.

Pastizal natural sobre dunas (DU). La composición florística de este sitio varía en función de la dinámica de las dunas; en el sitio de dunas semiestabilizadas en donde se hizo el estudio crece el pasto *Schizachyrium scoparium*, var. *littoralis* y algunas leguminosas.

Muestreo

Se estudiaron parcelas de 400 m² en cada uno de los tipos de vegetación en la época de secas y en la de lluvias. En cada parcela las hormigas se muestrearon mediante trampas de caída (50), trampas subterráneas con cebo (50), trampas superficiales con cebo (18) y muestras de hojarasca (10) procesadas con extractores Winkler (con excepción de las Dunas en donde no existe un estrato de hojarasca). La captura directa (en el suelo o en la vegetación) se consideró como una trampa más. La estimación de la abundancia se hizo con los datos de presencia/ausencia de cada especie en cada trampa. La frecuencia de ocurrencia (FO) se obtuvo mediante la fórmula:

$$FO = n/N \times 100$$

donde: n=número de veces que se capturó la especie

N= número total de trampas utilizadas

La frecuencia relativa (FR) se obtuvo mediante la fórmula:

$$FR = n/E \times 100$$

donde: n= número de veces que se capturó la especie

E= número total de eventos de captura

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La fauna de hormigas de La Mancha tiene una composición faunística típicamente neotropical. La riqueza total de la reserva es de 114 especies, con 86 viviendo en el suelo. El sitio más rico en especies es la selva mediana y el más pobre el pastizal de las dunas (Figura 6).

En los cuatro tipos de vegetación estudiados se encontró a *S. geminata* con las mayores abundancias en el matorral y las menores en el pastizal de las dunas.

Además de *S. geminata*, en los ecosistemas naturales de La Mancha vive otra especie invasora, *Wasmannia auropunctata*, y tres especies exóticas: *Paratrechina longicornis*, *Tetramorium caldarium*, y *T. bicarinatum*.

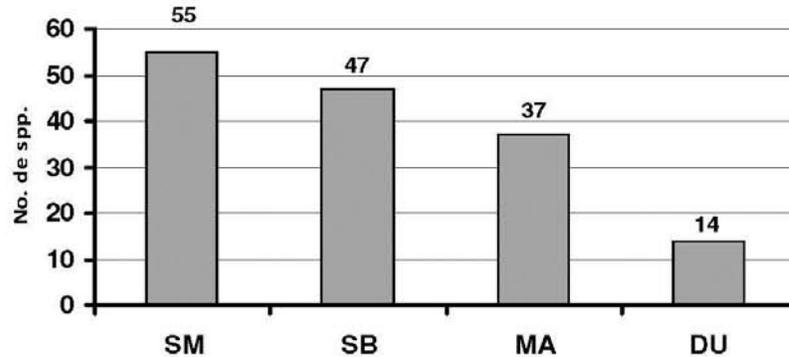


Figura 6. Riqueza específica total de hormigas por tipos de vegetación en La Mancha, Ver. SM= selva mediana, SB= selva baja, MA= matorral y DU= pastizal sobre dunas.

Selva Mediana (Figura 7 a,b)

Con 55 especies en total, la comunidad de la selva mediana tiene como dominante a la especie nativa *Pheidole susannae* con distribución en sitios cálidos desde México hasta el norte de Sudamérica. Esta especie puede vivir en selvas vírgenes, en vegetación secundaria, o aún en sitios muy perturbados. En La Mancha anida en el suelo, en cavidades en la base de los árboles ó en madera muerta.

La segunda especie en abundancia en este sitio es *W. auropunctata*, especie nativa- invasora (*i.e.* nativa de la zona, pero con un comportamiento invasivo hacia los sitios naturales). Esta especie, de origen neotropical, ha sido distribuída por el comercio a todas las zonas tropicales y subtropicales del mundo en donde se ha convertido en una plaga (Wetterer y Porter, 2003). Aunque puede vivir en bosques bien conservados, nunca es tan abundante como en los sitios perturbados, en donde se ha documentado que desplaza a otras especies nativas (Armbrecht y Ulloa Chacón, 2003). La elevada abundancia de *W. auropunctata* (FO= 27.2%, n=132) en la selva mediana de La Mancha constituye una señal de alerta sobre el posible impacto negativo que pueda tener (o haya tenido ya) en la fauna nativa. Otras dos especies muy abundantes en el sitio son *Solenopsis sp. aff. carolinensis* y *Pheidole sp.2*, ambas nativas.

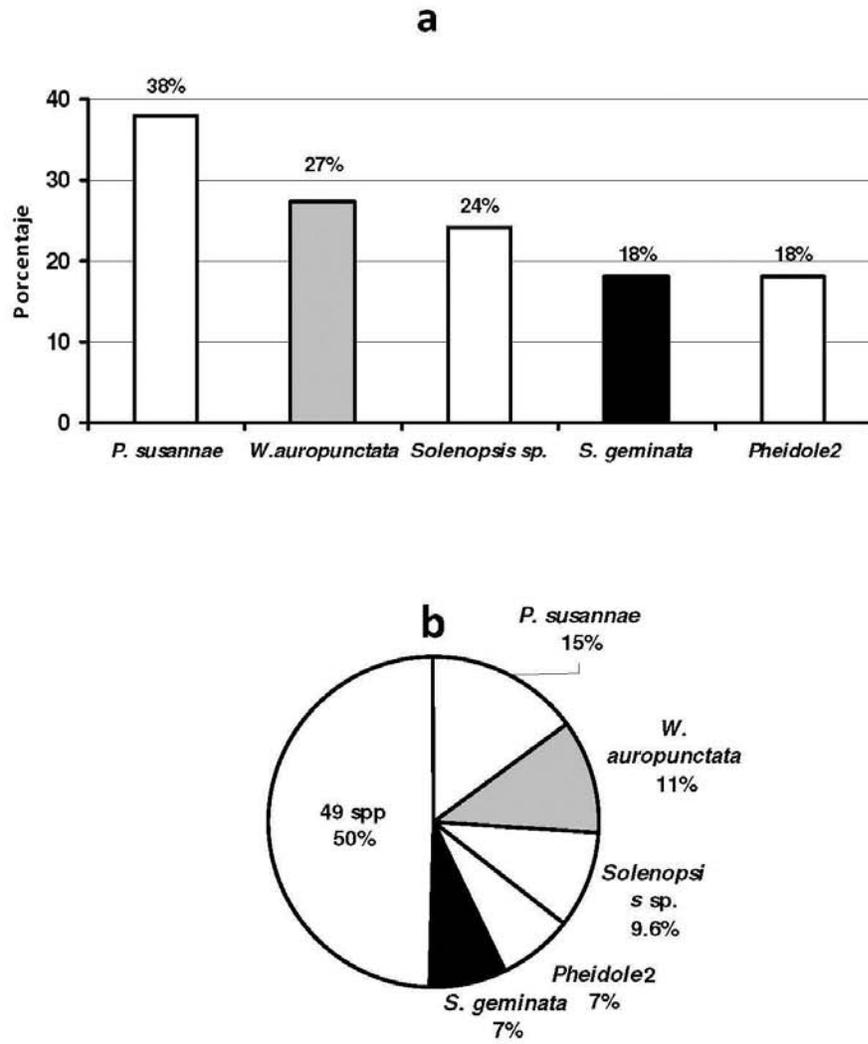


Figura 7. Abundancia de las especies de hormigas más comunes en la selva mediana de La Mancha, Ver. a) Frecuencia de ocurrencia (FO), b) frecuencia relativa (FR). Ver índices de abundancia en la sección de métodos.

En la selva mediana *S. geminata* ocupa el cuarto lugar en abundancia (FO=18%, n=132). A pesar de su gran abundancia en las trampas, las colonias que logramos encontrar en el sitio son pequeñas e inconspicuas, encontrándose en ocasiones en lugares no frecuentes para esta especie, como en tocones secos. Es probable que la expansión de las poblaciones de *S. geminata* en este sitio esté limitada por alguno(s) de los siguientes factores: a) la escasa insolación del suelo; este sitio es el de mayor cobertura vegetal de los cuatro estudiados y tiene pocos claros en el dosel que permitan la entrada directa del sol hacia el suelo; b) la presencia y gran abundancia de *W. auropunctata* en el suelo; esta especie puede estar impidiendo a las reinas jóvenes la fundación de nuevas colonias; c) la presencia de otras especies nativas anidando en el suelo; las dos especies de *Pheidole* abundantes en este sitio, al igual que *S. geminata*, consumen semillas de plantas anuales, por lo que pudieran estar compitiendo entre ellas.

Es interesante mencionar que a la selva mediana también ha entrado, aunque con abundancias bajas (FO= 1.5%) la especie exótica *Tetramorium caldarium*, originaria de África y ahora ampliamente distribuida en todas las regiones tropicales (Bolton 1979). El efecto de esta especie sobre la biodiversidad nativa no se conoce.

Selva Baja (Figura 8 a, b)

En la selva baja la comunidad de hormigas está compuesta por 47 especies, dos de ellas invasoras (*S. geminata* y *W. auropunctata*). En relación al sitio anterior, en la selva baja las abundancias de estas dos especies se presentan en un patrón inverso: *S. geminata* (FO=20.5%) es mucho más abundante que *W. auropunctata* (FO=7.5%). A nivel de toda la comunidad *S. geminata* ocupa el 4° lugar en abundancia.

Existen en este sitio condiciones más adecuadas para la prosperidad de *S. geminata*, ya que la cobertura vegetal es mucho menor y consecuentemente la insolación del suelo es mayor, aspecto muy importante para el desarrollo de las larvas. Por otro lado, dos de las especies dominantes en el sitio (*Azteca velox* y *C. planatus*) son de hábitos arborícolas por lo que las posibles interacciones negativas con *S. geminata* serán bajas. En experimentos con cebos en el suelo, hemos encontrado que estas dos especies acuden a ellos muy raramente, mientras que *S. geminata* aparece siempre y frecuentemente los monopoliza (Rojas y Ayala en prep.).

Otra especie abundante en el sitio es *Solenopsis* sp. aff. *carolinensis*, de hábitos casi totalmente subterráneos. Se ha reportado que las especies hipogeas pueden sobrevivir en áreas ocupadas por una hormiga invasora. Incluso se ha especulado que una especie hipogea (*Solenopsis molesta*) puede estar controlando las poblaciones de una especie invasora (*Solenopsis invicta*) al alimentarse de sus larvas (Tschinkel, 1988).

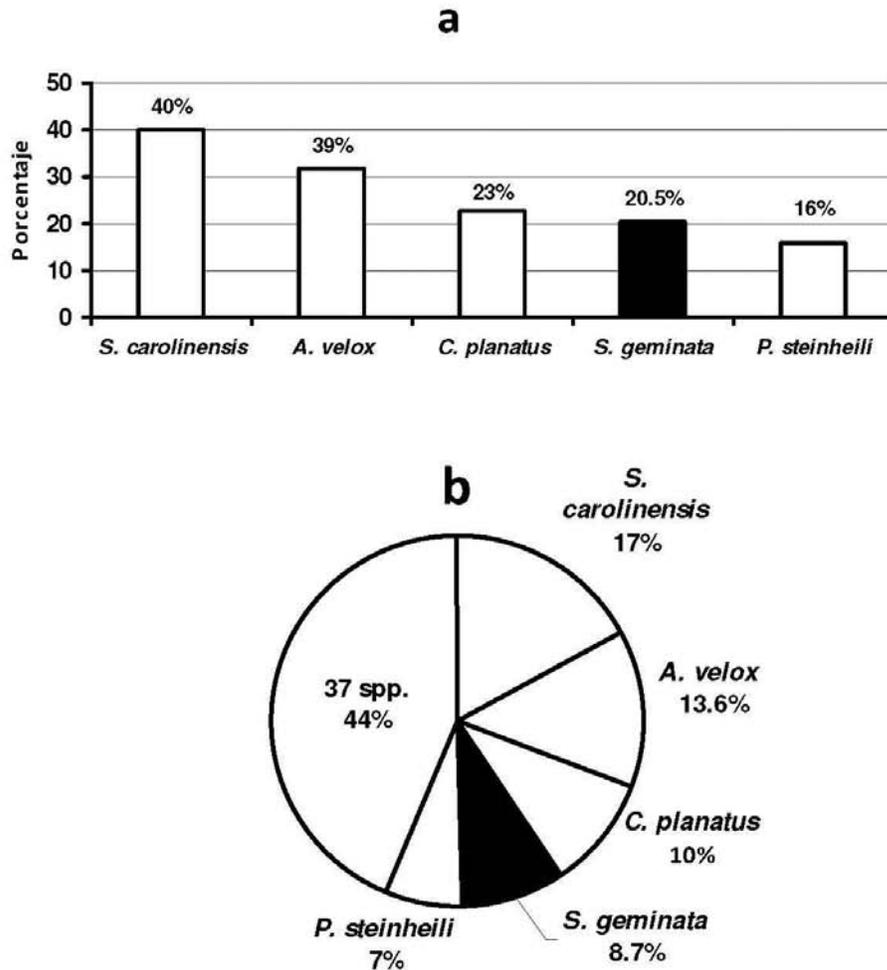


Figura 8. Abundancia de las especies de hormigas más comunes en la selva baja de La Mancha, Ver. a) Frecuencia de ocurrencia (FO), b) frecuencia relativa (FR). Ver índices de abundancia en la sección de métodos.

Matorral (Figura 9 a, b)

El matorral cuenta con un ensamble de 37 especies y es, entre los cuatro tipos de vegetación estudiados, el que más ha favorecido el establecimiento de *S. geminata*. Es la especie más frecuente (FO=40%, n=132) y ubicua de las que

conforman la comunidad del suelo de este sitio. También aquí alcanza la mayor abundancia relativa (FR) encontrada con cerca del 12% de la abundancia total de hormigas del sitio. Las otras (5) especies importantes numéricamente son todas especies nativas.

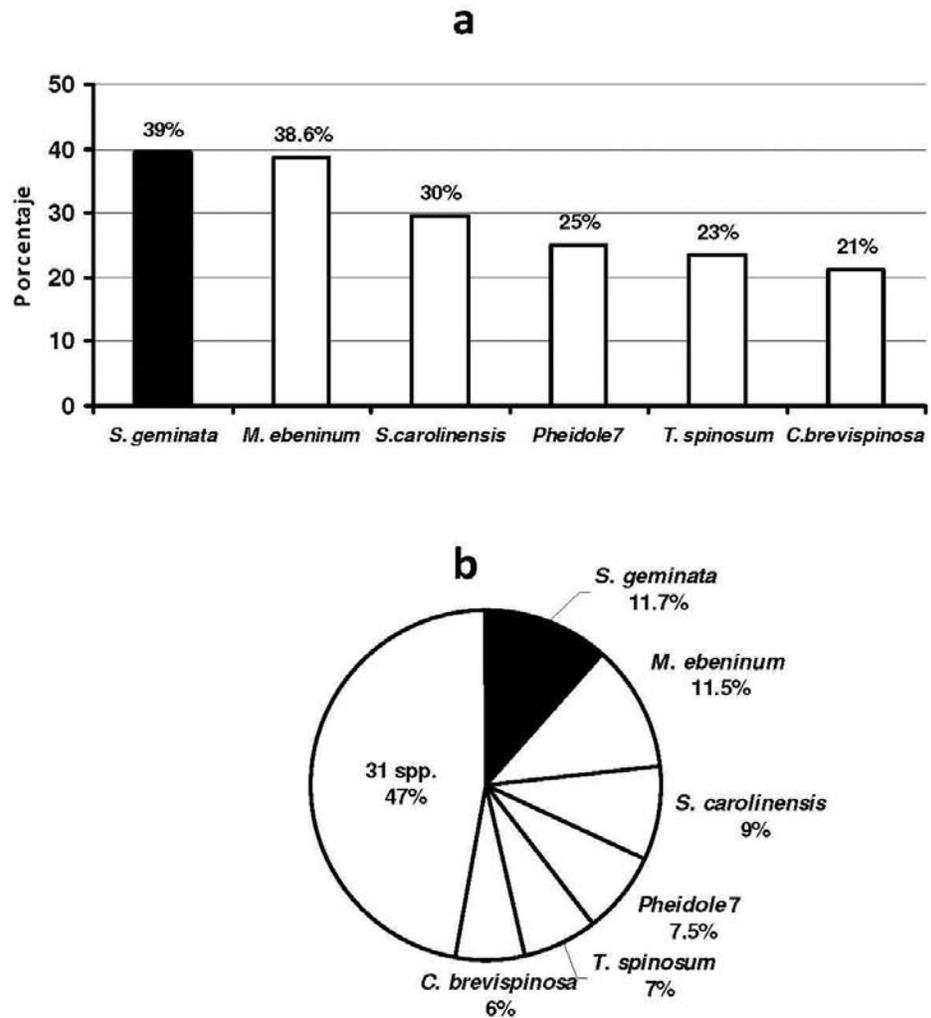


Figura 9. Abundancia de las especies de hormigas más comunes en el matorral de La Mancha, Ver. a) Frecuencia de ocurrencia (FO), b) frecuencia relativa (FR). Ver índices de abundancia en la sección de métodos.

En este sitio *S. geminata* parece encontrar las condiciones microclimáticas óptimas para su desarrollo, además de que no parecen existir en la comunidad competidoras posibles para ella. *Monomorium ebeninum*, aunque muy abundante, es de talla pequeña y no consume semillas, por otro lado *Solenopsis* sp. aff. *carolinensis* tiene hábitos subterráneos, por lo que sus interacciones con *S. geminata* probablemente son mínimas (ver arriba). De las especies importantes, únicamente *Pheidole* sp. 7 y *Tetramorium spinosum* tienen, al igual que *S. geminata*, una dieta rica en semillas de plantas anuales, por lo que podrían establecer con ella una competencia por el alimento. Finalmente, es interesante anotar que *P. susannae*, la especie dominante de la selva mediana y, presumiblemente su principal competidora, también está en este sitio pero con muy baja abundancia (1.5% de la abundancia total).

Aunque con abundancias relativas bajas (FR=4%) en este sitio se ha establecido la especie africana *Paratrechina longicornis*, considerada por algunos autores como invasora (McGlynn, 1999). Actualmente de distribución pantropical, es muy resistente a condiciones extremosas y es generalista en su alimentación. En este sitio no encontramos a *W. auropunctata*, probablemente debido a la gran insolación del suelo.

Dunas (Figura 10 a, b)

El ensamble de especies del pastizal de las Dunas está formado por 14 especies, pero el grueso de la abundancia se reparte únicamente entre cuatro especies nativas, tres de ellas típicas de sitios secos y muy resistentes a las altas temperaturas (*Dorymyrmex bicolor*, *D. insanus* y *Forelius pruinosus*). En México estas especies prosperan en condiciones extremosas y se encuentran generalmente en zonas áridas y semiáridas, en vegetación costera o en sitios muy degradados. Viven en el suelo, son omnívoras y les atraen mucho los azúcares de los áfidos y de los nectarios extraflorales. La otra especie muy abundante en este sitio es *Brachymyrmex* sp. que, vale la pena decir, no vive en la selva mediana y es muy escasa en la selva baja y en el matorral.

Algunos elementos poco abundantes como *Atta cephalotes*, *Camponotus planatus* y *C. brevispinosa*, acuden a forrajear a las Dunas provenientes del matorral aledaño. *S. geminata* también ha logrado penetrar a este ambiente natural, pero no ha podido prosperar, como lo muestra su contribución de solamente el 8% de la FO (vs. 42.6% de *D. bicolor*), que es al mismo tiempo, la más baja de todos los sitios. Es útil aclarar que es posible que parte de las trampas de las Dunas contengan forrajeras provenientes de colonias establecidas en el vecino matorral, en donde *S. geminata* es muy abundante; de ser así, su abundancia sería aún menor.

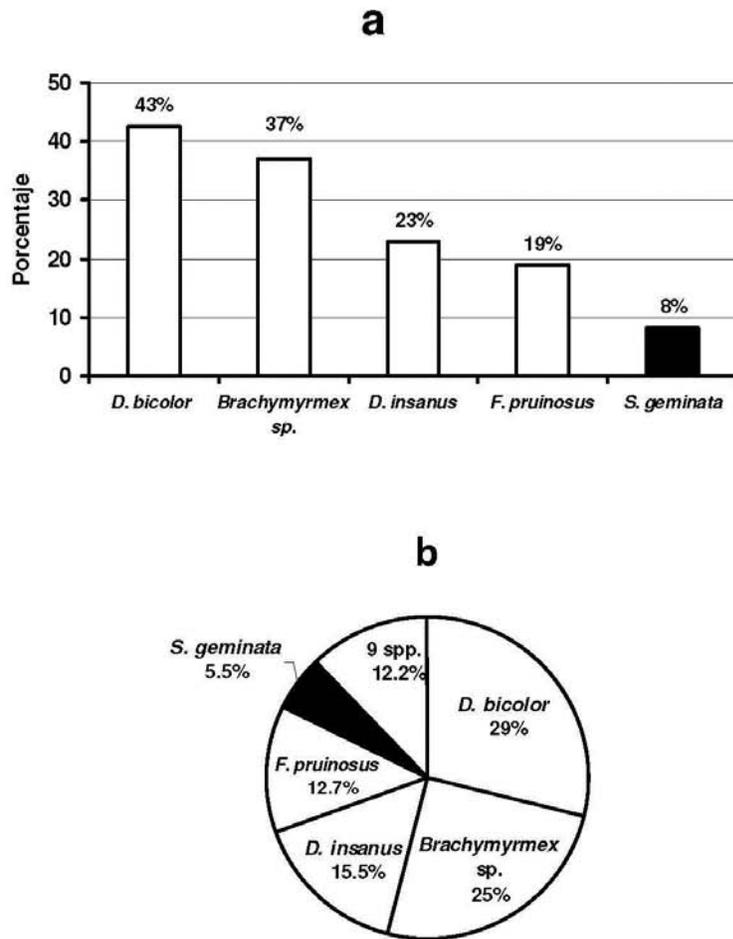


Figura 10 Abundancia de las especies de hormigas más comunes en el pastizal sobre dunas de La Mancha, Ver. a) Frecuencia de ocurrencia (FO), b) frecuencia relativa (FR). Ver índices de abundancia en la sección de métodos.

Una de las razones probables de su escaso éxito en las Dunas, es su capacidad limitada de tolerar las altas temperaturas y la desecación imperantes en el sitio. Se sabe que entre las especies nativas resistentes a ser desplazadas están aquellas adaptadas a condiciones físicas que no toleran las invasoras. Por ejemplo *Dorymyrmex insanus* y *Forelius mccooki* (nativas) conviven localmente con *Linepithema humile* (invasora), pero sólo ellas resisten el calor de los sitios de gran insolación (Holway *et al.*, 2002).

CONCLUSIÓN

Por su ubicación en la costa, la vegetación de La Mancha ha sufrido la perturbación natural desde su origen, estando sujeta al efecto de los “nortes” y eventualmente, de los huracanes. Por otro lado, la influencia humana probablemente lleva siglos de existir en el sitio (se han encontrado vestigios arqueológicos de “concheros” que datan del 800 D.C.). Aunado a esto, el puerto de Veracruz, puerta de entrada de especies exóticas desde el siglo XVI, se encuentra a sólo 50 Km hacia el sur. En el caso de las hormigas, las reinas son buenas voladoras y pueden desplazarse varios kilómetros una vez fecundadas, por lo que pueden colonizar sitios relativamente cercanos (Hölldobler y Wilson, 1990).

Todo esto, junto con las características intrínsecas de algunos sitios de la reserva, hacen que *Solenopsis geminata* amenace con prosperar y comportarse como especie invasora, principalmente en el matorral y en la selva mediana. Sabemos que aún con algún régimen de protección, los sitios naturales no están exentos del peligro de las especies invasoras, sobre todo cuando se encuentran dentro de una matriz de disturbio. Por ello es importante estudiar la dinámica de esta especie en La Mancha con un enfoque hacia la conservación de las comunidades nativas de plantas y animales.

CONCLUSIONES GENERALES

La invasión de especies en los suelos de México ha ocurrido desde hace cientos de años; su documentación y estudio sistemático, sin embargo apenas está comenzando.

No sabemos, por ejemplo, el efecto que estos organismos están teniendo sobre procesos edáficos fundamentales como la descomposición de la materia orgánica, el flujo de nutrientes, la filtración del agua, etc. Se tienen ejemplos dramáticos de como algunas especies invasoras pueden llegar a colapsar el funcionamiento del suelo. Por ejemplo la especie de lombriz de este estudio, *P. corethrurus*, colapsó totalmente el funcionamiento de pastizales en Brazil (Chauvel *et al.*, 1999). Las lombrices nativas de las selvas no pudieron adaptarse a las nuevas condiciones de los pastizales implantados y desaparecieron, lo que fue aprovechado por *P. corethrurus*. Sin embargo la invasión, combinada con la compactación por el

ganado, produjo fuertes cambios en la estructura del suelo que terminó por impedir el establecimiento de los pastos.

La proliferación de las especies invasoras generalmente sigue a la modificación de los ambientes naturales; en algunos casos, sin embargo, las especies nativas pueden tener ventajas competitivas. Esto se observa en el estudio de caso 2, en donde las hormigas nativas predominan en selvas medianas y dunas, situaciones en donde la hormiga invasora *S. geminata* no prospera. Otro ejemplo con lombrices ocurre en los pastizales nativos de California, en donde la lombriz nativa *Argilophilus marmoratus* crece más rápido en los ambientes perturbados y adquiere una ventaja sobre la invasora *Aporrectodea trapezoides* cuando los ambientes son poco productivos (Winsome *et al.*, 2006). Causas de este tipo, además de las señaladas por Fragoso *et al.* (1997, 1999) y González *et al.* (2006) para las lombrices (pero que se pueden extrapolar al resto de la fauna del suelo) como el tiempo de la perturbación, la intensidad de la perturbación y la habilidad competitiva podrían explicar la diversidad de especies nativas en los ambientes perturbados mexicanos y en particular de los pastizales (Brown *et al.*, 2004).

En este trabajo se muestra cómo la fragmentación en bosques tropicales favorece la invasión y dominio de una especie invasora de lombriz dentro de los dispersos y escasos parches de vegetación natural. En el caso de las hormigas, los corredores de árboles (cercas vivas, bosque en galería, etc.) probablemente son fundamentales en el mantenimiento de la diversidad de especies nativas. En el caso de las lombrices, estos corredores probablemente no son importantes.

Es imperativo el estudio y monitoreo en el suelo de las especies invasoras de invertebrados, principalmente debido al impacto que tienen sobre la fauna nativa. Asimismo es necesario clarificar si su impacto es siempre negativo, tanto en las comunidades nativas como en los procesos del suelo y del ecosistema.

Literatura citada

- Armbrecht I. & P. Ulloa-Chacón. 2003. The little ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology* 32: 542-547.
- Beddard F.E. 1895. A monograph of the Order of Oligochaeta. Oxford University Press. Oxford Clarendon Press. London. 769 pp.
- Bolton B. 1979. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 38: 129-181.
- Brown G., A. Moreno, I. Barois, C. Fragoso, P. Rojas, B. Hernandez & C. Patron. 2004. Soil macrofauna in SE Mexican pastures and the effect of conversion from native to introduced pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103:313-327.
- Brown G., S. James, A. Pasini, D. Nunes, N. Benito, P. Trigo & K. Sautter. 2006. Exotic, peregrine, and invasive earthworms in Brazil: Diversity, distribution and effects on soils and plants. *Caribbean Journal of Science* 42(3): 339-358.

- Camarena H. L. 2006. Influencia de la deforestación sobre las comunidades de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta) de selvas tropicales y sistemas agroforestales en el volcán Santa Marta, Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 68 pp.
- Carroll C.R. & S.J. Risch. 1983. Tropical annual cropping systems: ant ecology. *Environmental Management* 7: 51-57.
- Carroll C.R. & S.J. Risch. 1984. The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant *Solenopsis geminata*. *Oecologia* 61: 388-392.
- Castillo-Campos G. y M.E. Medina. 2002. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Ver. 144 pp.
- Chauvel A., M. Grimaldi, E. Barros, E. Blanchart, T. Desjardins, M. Sarrazin & P. Lavelle. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398: 32-33.
- Collingwood C.A.; Tigar, B.J. & D. Agosti. 1997: Introduced ants in the United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments* 37: 505-512.
- Coria M.L. 2004 Influencia de la deforestación y el manejo sobre las comunidades de lombrices de Tierra (Annelida: Oligochaeta) de milpas y pastizales en el volcán Santa Martha de Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 71 pp.
- Eisen G. 1900. Researches in the American Oligochaeta, with special reference to those of the Pacific coast and adjacent islands. *Proceedings of California Academy of Science* 2:85-276.
- Eskafi F.M. & M.M. Kolbe. 1990. Predation on larval and pupal *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) by the ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) and other predators in Guatemala. *Environmental Entomology* 19: 148-153.
- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud'est du Mexique. Tesis doctoral. Université Paris 6. Paris, France. 225 pp.
- Fragoso, C. 1997. Annelida (Oligochaeta). En González E., Dirzo R. y Vogt R. (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM-CONABIO. México. pp. 395-399.
- Fragoso C. 2001 Las lombrices de Tierra de México (Annelida, Oligochaeta): Diversidad, Ecología y Manejo. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* Número especial 1: 131-171.
- Fragoso C. 2007. Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida). En G. G. Brown & C. Fragoso (eds.) *Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia* EMBRAPA Soja. pp. 107-124.
- Fragoso C. & P. Lavelle, 1987. The earthworm community of a mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). En A. M. Bonvicini Pagliai & P. Omodeo (eds.): *On Earthworms. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 2*, Mucchi, Modena, pp. 281-295.
- Fragoso C., S. James & S. Borges. 1995. Native earthworms of the North Neotropical Region: Current status and Controversies. En Hendrix, P.F. (ed.) *Earthworm ecology and biogeography in North America*. Lewis Publishers. pp. 67-115.
- Fragoso C., A. Angeles y Y. de la Cruz. 2006. Las lombrices de tierra. En: Moreno-Casasola P. (ed.) *Entornos Veracruzanos: La costa de la Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Veracruz. México. pp. 477-490.
- Fragoso C., M. L. Coria & L.M. Camarena. En prep. Earthworm communities from Los Tuxtlas Biosphere Reserve: Influence of land use systems and landscape changes.
- Fragoso, C., G. Brown, C. Patrón, E. Blanchart, P. Lavelle, B. Pashanasi, B. Senapati & T. Kumar. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Applied Soil Ecology*. 6: 17-35.

Invasiones en el suelo: Pontoscolex corethrurus y Solenopsis geminata

- Fragoso C., J. Kanyonyo, A. Moreno, B. Senapati, E. Blanchart & C. Rodríguez. 1999. A Survey of Tropical Earthworms: Taxonomy, Biogeography and Environmental Plasticity. En: Lavelle, P., Brussaard, L. and Hendrix, P. (eds.) Earthworm Management in Tropical Agroecosystems. CAP. 1. CAB International. Pp. 1-26.
- Gates G.E. 1972. Burmese earthworms. An introduction to the systematics and biology of megadrile oligochaetes with special reference to southeast Asia. *Trans. Amer. Philos. Soc. (n.s.)* 62(7):1-326.
- Gates G.E. 1982. Farewell to North American megadriles. *Megadrilogica* 4:12-77.
- González G., C. Huang, X. Zou & C. Rodríguez. 2006. Earthworm invasions in the tropics. *Biological Invasions* 8: 1247-1256.
- Hoffman, B.D. & S. O'Connor. 2004. Eradication of two exotic ants from Kakadu National Park. *Ecological Management & Restoration* 5: 98-105.
- Hölldobler B. & E.O. Wilson. 1990: *The ants*. Harvard University Press. 732 pp.
- Holway D.A.; L. Lach, A.V. Suarez; N.D. Tsutsui & T.J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233.
- Horvitz C.C. & D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18: 319-23.
- Huang C., G. González & P. Hendrix. 2006. The re-colonization ability of native earthworm, *Estherella* spp., in Puerto Rican forests and pastures. *Caribbean Journal of Science* 42(3): 386-396.
- Hendrix P. 2006. Biological invasions belowground-earthworm as invasive species. *Biological Invasions* 8(6): 1201-1204.
- Hendrix P.F., G.H. Baker, M.A. Callahan, G.A. Damoff, C. Fragoso, G. González, S.W. James, S.L. Lachnicht, T. Winsome & X. Zou. 2006. Invasion of exotic earthworms into ecosystems inhabited by native earthworms. *Biological Invasions* 8: 1287-1300
- Krushelnycky P.D., L.L. Loope & N.J. Reimer. 2005. The ecology, policy, and management of ants in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 37: 1-25.
- Lapied E. & P. Lavelle. 2003. The peregrine earthworm *Pontoscolex corethrurus* in the east coast of Costa Rica. *Pedobiologia* 47: 471-474.
- Lee K.E. 1985. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, London. pp. 411.
- Lee, K.E. 1987. Peregrine species of earthworms. En: A. Bonvincini & P. Omodeo (eds.) On Earthworms. Selected Symposia and Monographs, 2. Collana U.Z.I. Mucchi Editore. pp. 315-328.
- Lugo A., O. Abelleira, S. Borges, L. Colón, S. Meléndez & M. Rodríguez. 2006. Preliminary estimate of earthworm abundance and species richness in *Spathodea campanulata* Beauv. Forests in northern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*. 42(3): 325-330.
- MacKay W.P.; S. Porter, D. Gonzalez, A. Rodriguez, H. Argumedo, A. Rebeles & S.B. Vinson. 1990. A comparison of monogyne and polygyne populations of the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae), in Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 63: 611-615.
- McGlynn T.P. 1999: The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26: 535-548.

- McInnes D.A. & W.R. Tschinkel. 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 36: 367-376.
- Michaelsen W. 1900. Oligochaeta. In: *Das tierreich*. 10: XXIX. Berlin. R. Friedländer & Sohn. p. 557
- Nunes D., A. Pasini, N. Polo & G. Brown. 2006. Earthworm diversity in four land use systems in the region of Jaguapita, Paraná State, Brazil. *Caribbean Journal of Science* 42: 331-338.
- Perfecto I. 1991. Dynamics of *Solenopsis geminata* in a tropical fallow field after ploughing. *Oikos* 62: 139-144.
- Perfecto I. 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 98: 184-192.
- Porter S.D. & D.A. Savignano. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106.
- Reimer N.J., W. Beardsley & G. Jahn. 1990. Pest ants in the Hawaiian islands. En: Vander Meer, R. K.; Jaffe, K.; Cedeno, A., (eds) *Applied myrmecology: a world perspective*. Boulder, Westview Press. pp. 40-50.
- Righi G. (1984). *Pontoscolex* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a New Evaluation. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19: 159-177.
- Risch S.J. & C.R. Carroll. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63:1979-1983.
- Rojas P. & C. Ayala. (En prep.). Monopolización del recurso por *Solenopsis geminata* en dos selvas de Veracruz, México.
- Rojas P., A. Angeles, J. Amador & L. Hernández. 2006. Diversity of soil ants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico: land use effects mediated by the amount of forested area. XV International Congress of the International Union for the Study of Social Insects. Washington, D.C., USA.
- Ross K.G, E.L. Vargo & D.J.C. Fletcher. 1987. Comparative biochemical genetics of three fire ants species in North America, with special reference to the two social forms of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Evolution* 41: 979-990.
- Sánchez-de León Y., E. de Melo, G. Soto, J. Johnson-Maynard & L. Lugo-Pérez. 2006. Earthworm populations, microbial biomass and coffee production in different experimental agroforestry management systems in Costa Rica. *Caribbean Journal of Science*. 42: 397-409.
- Stephenson J. 1930. The Oligochaeta. Oxford University Press. Oxford. pp. 978.
- Taber S.W. 2000: Fire ants. College Station. Texas A&M. University Press. pp. 308.
- Trager J.C. 1991: A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99: 141-198.
- Tschinkel W.R. 1988: Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Annals of the Entomological Society of America* 81: 76-81.
- Ulloa-Chacon D.; Cherix, D. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). En: Vander Meer, R. K.; K. Jaffe & A. Cedeno (eds.) *Applied myrmecology: a world perspective*. Boulder, Westview. pp. 281-289.
- Veeresh G.K. 1990. Pest ants of India. En: Vander Meer, R. K.; K. Jaffe & A. Cedeno (eds.) *Applied myrmecology: a world perspective*. Boulder, Westview. pp. 15-24.
- Way M.J.; G. Javier & K.L. Heong. 2002. The role of ants, especially the fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae), in the biological control of tropical upland rice pests. *Bulletin of Entomological Research* 92: 431-437.

Invasiones en el suelo: Pontoscolex corethrurus y Solenopsis geminata

- Wetterer J.K. & Porter, S.D. 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* 42: 1-41.
- Wheeler W.M. 1927. A few ants from China and Formosa. *American Museum Novitates* 259: 1-4.
- Winsome T., L. Epstein, P. Hendrix & W. Horwath. 2006. Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland. *Applied Soil Ecology* 32: 38-53.
- Zou X., B. Arandes-Pérez, D. Capó-Ramos, J. Gutiérrez-Santiago & M. Rosario-Santiago. 2006. Comparisons of earthworm community structure between a active pasture and adjacent tropical wet forest in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 42: 311-314.

7. Estudio de caso 2. Limitaciones de *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) para invadir el pastizal de las dunas de La Mancha, Ver.

Patricia Rojas Fernández

Aceptado para su publicación en el libro Espejel, I. y P. Moreno-Casasola. Ecología de las Dunas Costeras de México (en prensa).

Las hormigas son omnipresentes y abundantes en los ecosistemas terrestres templados y cálidos, y en la mayoría de ellos desempeñan funciones clave (Hölldobler y Wilson 1990). La mayoría de las especies anida dentro del suelo, explotando el hecho universal de que tan solo a unos cuantos centímetros de profundidad la temperatura varía muy poco a lo largo del año, lo que no sucede con la superficie del suelo, cuya temperatura puede fluctuar mucho, aún a lo largo de un mismo día (Lavelle y Spain 2001). En los ambientes tropicales con poca cobertura vegetal, la temperatura de la superficie del suelo puede ser tan alta que limite o impida el forrajeo de las hormigas (Marsh 1985, Torres 1984); otros factores físicos y biológicos, como el tipo de suelo o la escasez de alimentos, contribuyen a las condiciones adversas para las hormigas (Curtis y Seely 1987). En estos ambientes se establecen ensambles de hormigas pobres en especies y con integrantes muy tolerantes al estrés o con adaptaciones fisiológicas o conductuales específicas (ver por ejemplo: Heatwole 1991, 1996; Durou et al. 2002). Tal es el caso del pastizal sobre dunas de la reserva natural del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA).

La reserva del CICOLMA comprende aproximadamente 96 ha y se localiza en el Municipio de Actopan en el estado de Veracruz (19°35'12"N; 96°22'18"O), tiene un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, una temperatura media anual de 25 °C y una precipitación de 1200-1500 mm anuales (Castillo-Campos y Medina 2002). En las dunas semiestabilizadas el pastizal se alterna con manchones de matorral; entre las especies más importantes están las gramíneas *Andropogon glomeratus* y *Trachypogon plumosus* y la compuesta *Palafoxia lindenii* (para información detallada sobre la vegetación de dunas costeras véase Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006).

Las hormigas se colectaron con técnicas cualitativas (manual directa) y cuantitativas

(trampas de caída, cebos subterráneos y superficiales, y monolitos de suelo). La frecuencia de ocurrencia de cada especie se expresa como el porcentaje de trampas en el que cada especie se capturó.

La comunidad de hormigas está formada por 15 especies, pero el grueso de la abundancia se reparte únicamente entre cuatro especies nativas.

Cuadro 1. Lista de las especies de hormigas del pastizal de las dunas de La Mancha, Ver. En negritas las especies más abundantes.

Subfamilia Dolichoderinae

***Dorymyrmex bicolor* Wheeler**

***D. smithi* (Buckley)**

***Forelius pruinosus* (Roger)**

Subfamilia Formicinae

***Brachymyrmex* sp.1LM**

Camponotus planatus Roger

C. atriceps (F. Smith)

Paratrechina longicornis (Latreille)

Subfamilia Myrmicinae

Atta cephalotes (Linnaeus)

Crematogaster crinosa Mayr

Cardiocondyla nuda (Mayr)

Solenopsis geminata (Fabricius)

S. isopilis MacKay y Vinson

Trachymyrmex sp. (PR02)

Wasmannia auropunctata (Roger)

Subfamilia Pseudomyrmecinae

Pseudomyrmex brunneus F. Smith

Tres de estas especies, típicas de sitios secos y muy resistentes a las altas temperaturas (*Dorymyrmex bicolor*, *D. smithi* y *Forelius pruinosus*), se encuentran generalmente en zonas áridas y semiáridas, en vegetación costera o en sitios muy degradados. Anidan dentro del suelo y son generalistas en su alimentación, aunque prefieren los azúcares de hemípteros y de nectarios extraflorales (Wheeler y Wheeler 1986). La cuarta especie es *Brachymyrmex* sp.1LM que forrajea tanto superficialmente como de manera subterránea; se trata de una especie diminuta que se encontró frecuentemente en los cebos de atún. La composición del ensamble y la dominancia de estas cuatro especies son exclusivas del pastizal de las dunas y no se presentó en ninguno de los otros tres tipos de vegetación estudiados con detalle en la reserva.



Figura 1. Las cuatro hormigas más abundantes del pastizal sobre dunas de la Mancha, Ver. **A.** *Dorymyrmex bicolor* **B.** *Dorymyrmex smithi* **C.** *Forelius pruinosus* **D.** *Brachymyrmex* sp.1LM.

Cuadro. 2 Frecuencia de las especies más abundantes del pastizal en otros tres tipos de vegetación de La Mancha, Ver. (porcentaje del número de trampas en que se encontró cada especie; entre paréntesis el número de trampas colocadas).

Especie	selva mediana (162)	selva baja (172)	matorral (132)	pastizal (122)
<i>Dorymyrmex bicolor</i>	0	0	9	42.6
<i>Brachymyrmex</i> sp1LM	0	4.6	9	37.7
<i>Dorymyrmex smithi</i>	0	0	0	22.9
<i>Forelius pruinosus</i>	0	0	15	19.7

Una de las especies que merece atención especial es *Solenopsis geminata*, especie invasora omnipresente en los ambientes tropicales con disturbio y una de las más importantes a nivel mundial (McGlynn 1999). El impacto negativo de las hormigas

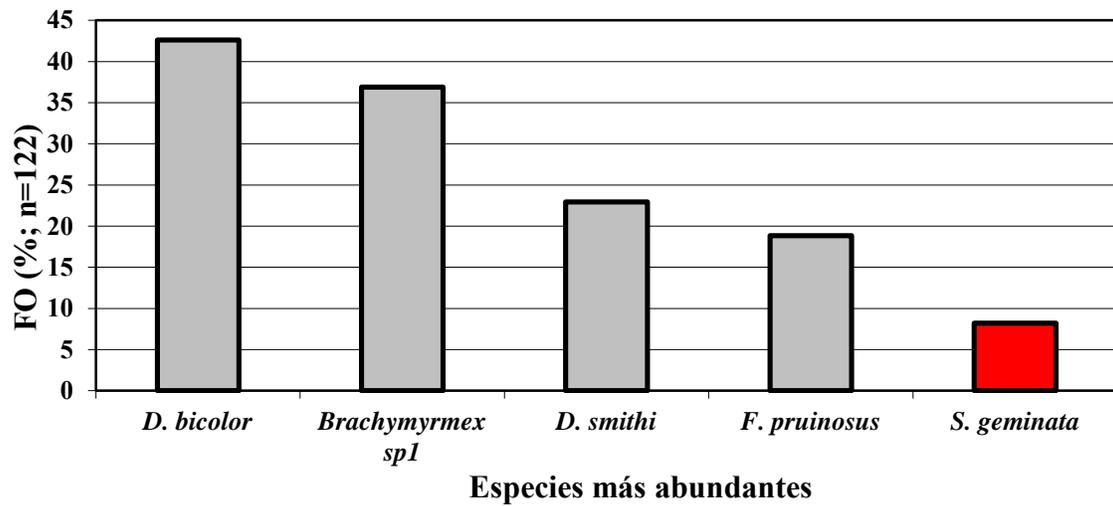
invasoras radica en que mediante desplazamiento competitivo frecuentemente reducen la diversidad de hormigas nativas, reducción que puede alcanzar el 90% (Porter & Savignano 1990). Risch y Carroll (1982) encontraron que mientras más frecuente sea el disturbio en un sitio, es más probable que *S. geminata* sea la especie dominante del ensamble de hormigas. Por su alto grado de disturbio natural, el pastizal de La Mancha se encuentra amenazado por las especies invasoras.



Figura 2. La hormiga invasora *Solenopsis geminata*.

Si bien *S. geminata* ha logrado penetrar al pastizal, hasta el momento no ha podido prosperar (frecuencia de 8.2% vs. 42.6% de *D. bicolor*) e inclusive presentó una muy baja frecuencia con respecto al matorral aledaño. Una de las razones probables de su escaso éxito en las dunas, es su capacidad limitada para tolerar la desecación y las altas temperaturas del sitio. Se sabe que entre las especies nativas resistentes a la invasión de exóticas están aquellas adaptadas a condiciones físicas que las invasoras no pueden tolerar (Holway et al. 2002).

Pastizal de las Dunas



Matorral

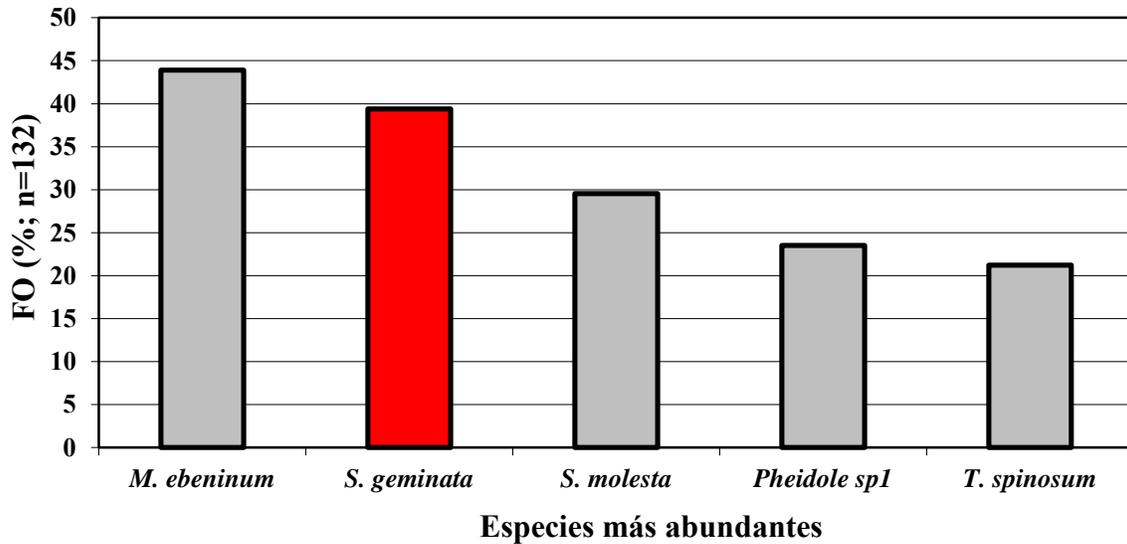


Figura 3. Abundancia de las especies de hormigas más comunes en el Matorral y el Pastizal de las Dunas de La Mancha, Ver. En rojo se ilustra a la especie invasora *Solenopsis geminata*.

El problema de las invasoras es preocupante, ya que una vez que una hormiga invasora se establece es muy difícil de controlar y virtualmente imposible de erradicar (Holway *et al.* 2002). La presencia en el pastizal, aunque en abundancias muy bajas, de las también invasoras *Wasmannia auropunctata* y *Paratrechina longicornis* sugiere que este problema puede agravarse y debido a que estas especies tienen el potencial de ocasionar grandes desequilibrios en los ecosistemas naturales, es importante monitorear su dinámica en este pastizal. Finalmente, no sabemos qué tan frecuente es este problema en otras dunas de las costas de México.

Literatura citada

- Castillo-Campos, G. y Medina, M.E. 2002. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver. 144 pp.
- Curtis, B.A. and Seely, M.K. 1987. Effect of an environmental gradient upon the distribution and abundance of the dune ant, *Camponotus detritus*, in the central Namib Desert. *Journal of Arid Environments* 13: 259-266.
- Drouot, S., Olmsted, I. and Snelling, R.R. 2002. Ant diversity in coastal zones of Quintana Roo, Mexico, with special reference to army ants. *Sociobiology* 40: 385-402.
- Heatwole, H. 1991. The ant assemblage of a sand-dune desert in the United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments* 21: 71-79.
- Heatwole, H. 1996. Ant assemblages at their dry limits: the northern atacama desert, Peru, and the Chott El Djerid, Tunisia. *Journal of Arid Environments* 33: 449-456.
- Hölldobler, B. and Wilson, E.O. 1990. The ants. Harvard University Press. 732 pp.
- Holway, D.A., Lach L., Suarez, A.V., Tsutsui, N.D. and Case, T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233.
- Lavelle, P. & A.V. Spain. 2001. Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, 654 pp.
- Marsh, A.C. 1985. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic ant *Ocymyrmex barbiger*. *Insectes sociaux* 32: 286-296.
- McGlynn, T.P. 1999: The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26: 535-548.

- Moreno-Casasola, P. (Ed.). 2006. Entornos Veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Ver. México, 576 pp.
- Porter, S.D. and Savignano, D.A. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106.
- Risch, S.J. and Carroll, C.R. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63: 1979-1983.
- Torres, J. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16: 284-295.
- Wheeler, G.C. and Wheeler, J.N. 1986. The ants of Nevada. Natural History Museum of Los Angeles County. 138 pp.

CAPÍTULO VI

Conclusiones y perspectivas

En este trabajo se analizaron las comunidades de hormigas de un mosaico de vegetación de dunas costeras en La Mancha, Ver. y se trata del primer estudio a nivel de comunidades de estos insectos en este ambiente en nuestro país. La ubicuidad de las hormigas tropicales y su fidelidad al hábitat permitió que pudiéramos estudiarlas en las diferentes etapas de la sucesión vegetal que se presentan en la localidad: pastizal natural, matorral, selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia.

La diversidad de especies que encontramos fue elevada con respecto a la pequeña superficie que ocupa la reserva, lo que probablemente se debe a la heterogeneidad del ambiente y a que entre sus tipos de vegetación se encuentra una selva mediana en buen estado de conservación. Esto queda ejemplificada con el hecho de que en La Mancha se encuentra el 12.4% de las especies registradas hasta el momento en México y el 34% de las del estado de Veracruz.

Como esperábamos, las comunidades de los cuatro sitios de estudio tuvieron una estructura diferente en cuanto a riqueza específica, diversidad y composición faunística y espectro de gremios funcionales, siendo la selva mediana el sitio más rico en especies probablemente debido a su mayor complejidad y riqueza de especies vegetales. Un resultado no esperado, sin embargo, fue que la riqueza específica de hormigas no siguió el patrón que correspondería con el gradiente de sucesión vegetal, PA→MA→SB→SM, propuesto por nosotros como hipótesis y con base en los estudios previos de la vegetación de la zona.

En cambio, encontramos que la composición de especies de hormigas fue muy semejante entre las dos etapas serales más tempranas (pastizal y matorral) por un lado, y las dos selvas, por el otro. Por esto consideramos que la selva baja y la selva mediana constituyen cada una etapas terminales de dos procesos sucesionales independientes. Esto puede explicarse por las diferencias topográficas de los sitios en los que se desarrolla cada

selva, lo que repercute directamente en el distinto nivel de estrés ambiental. Futuros estudios similares con otros organismos corroborarán la validez de esta hipótesis.

La dificultad en definir los gremios en las comunidades de hormigas es un problema recurrente en los ensambles de especies muy ricos; nuestra propuesta de clasificación en gremios se apoya en lo propuesto por otros autores, sin embargo lo novedoso de nuestro enfoque es que esta clasificación puede ser usada en especies provenientes de diferentes estratos desde el subsuelo hasta el dosel y en diferentes tipos de vegetación. Una característica que puede resultar limitante es que requiere de un conocimiento amplio de la historia natural de las especies bajo estudio, ya que se necesita recabar información muchas veces faltante en la bibliografía acerca de la localización de los nidos y hábitos de forrajeo, por ejemplo. En este sentido resulta positiva la reciente revaloración de los estudios de historia natural. Uno de los resultados más interesantes fue que la agrupación de los sitios en cuanto a la estructura de gremios fue similar a la agrupación observada con base en la riqueza y composición de especies.

A lo largo del trabajo de campo, especialmente durante las recolectas directas, la revisión de cebos y la búsqueda de la ubicación de los nidos de las especies, nos encontramos con muchas preguntas interesantes acerca de cómo están estructuradas las comunidades. Algunas de estas preguntas han sido parcialmente respondidas por nuestros estudiantes que han trabajado en La Mancha y constituyen artículos en proceso para su publicación. Por ejemplo ¿las especies dominantes en cuanto a abundancia son jerárquicamente dominantes en el aprovechamiento del recurso?; si las hormigas son los principales depredadores de los termites ¿bajo qué condiciones conviven estrechamente en la fracción leñosa de la hojarasca?; si los senderos multiespecíficos son utilizados por varias especies potencialmente competidoras ¿cómo se estructuran los ensambles de hormigas que recorren estos senderos en los árboles de la selva mediana? Otros temas interesantes, sin embargo, aún están por investigarse.

Otros aspectos de la estructura de las comunidades deberán estudiarse a un nivel más fino, como es el caso de los hábitos tróficos de las especies. Por ejemplo, en la selva mediana encontramos en varias ocasiones a dos y hasta tres especies distintas conviviendo en el mismo nido, lo que nos hace suponer la existencia de una relación cleptobiótica. Otro

caso similar es el de *Mycocephalus smithii* y *M. curvispinosus*, a quienes encontramos viviendo en el mismo nido; será interesante conocer qué relación trófica tienen estas dos especies, o si en realidad los individuos que encontramos pertenecen a dos morfos de una misma especie. Los hábitos tróficos de las especies exóticas e invasoras también deberán estudiarse con detalle, con el fin de detectar si están desplazando a otras especies nativas mediante la monopolización del recurso.

El estudio de los cambios en la comunidad, a 20 años del muestreo hecho para este trabajo, será muy interesante en relación con los cambios en la vegetación, sobre todo del pastizal y el matorral. Para la zona se conocen los cambios que ha tenido la vegetación del pastizal en este mismo lapso de tiempo, por lo que se podrán correlacionar con los cambios en las comunidades de hormigas.

El monitoreo de los cambios en la abundancia y la distribución de las especies de hormigas invasoras deberá ser un tema prioritario, sobre todo en la selva mediana en donde vive casi el 85% de las especies de la reserva y es el sitio más amenazado por estas especies. Además, la selva mediana de La Mancha, es un tipo de vegetación relictual a nivel de todo el Golfo de México, por lo que su conservación es aún más importante.

En el contexto del aumento de las invasiones a nivel mundial, así como del cambio climático, nuestros litorales están entre los más amenazados del mundo, por lo que es necesario incrementar el conocimiento de su biota, y de este modo contribuir con los planes encaminados a su conservación.

APÉNDICE

Algunas especies de hormigas de La Mancha, Ver.

Subfamilia Dolichoderinae



Azteca forelii Emery, 1893



Azteca velox Forel, 1899



Dolichoderus diversus Emery, 1894



Dolichoderus lutosus (Smith, 1858)



Dorymyrmex bicolor Wheeler, 1906



Dorymyrmex smithi Cole, 1936



Dorymyrmex sp. aff. *flavus*



Forelius pruinus (Roger, 1863)

Subfamilia Ectatomminae



Ectatomma ruidum (Roger, 1860)

Subfamilia Ecitoninae



Labidus praedator (Smith, 1858)



Neivamyrmex opacithorax (Emery, 1894)



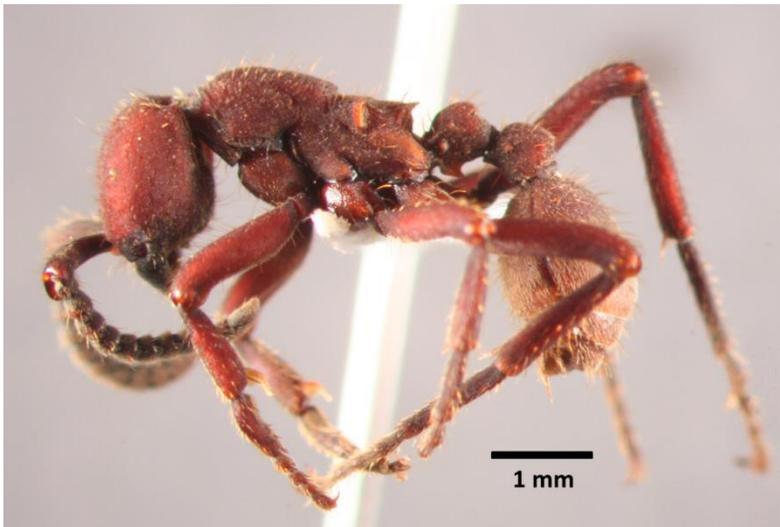
Neivamyrmex pilosus (Smith, 1858)



Neivamyrmex rugulosus Borgmeier, 1953



Neivamyrmex swainsoni (Shuckard, 1840)



Nomamyrmex esenbeckii wilsoni (Santschi, 1920)

Subfamilia Formicinae



Brachymyrmex sp. 1LM



Camponotus atriceps (Smith, 1858)



Camponotus etiolatus Wheeler, 1904



Camponotus linnaei Forel, 1886



Camponotus mucronatus hirsutinasus Wheeler, 1934



Camponotus novogranadensis Mayr, 1870



Camponotus planatus Roger, 1863



Camponotus zoc Forel, 1879



Nylanderia steinheili (Forel, 1893)



Paratrechina longicornis (Latreille, 1802)

Subfamilia Myrmicinae



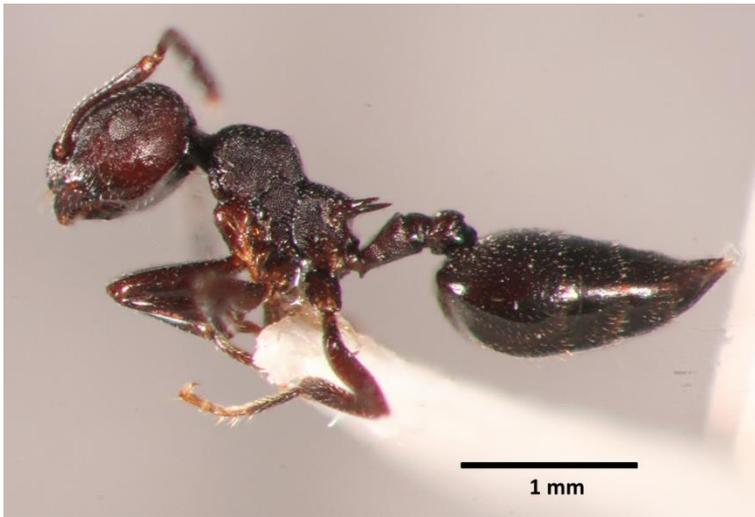
Atta cephalotes (Linnaeus, 1758)



Atta mexicana (Smith, 1858)



Cephalotes umbraculatus (Fabricius, 1804)



Crematogaster corvina Mayr, 1870



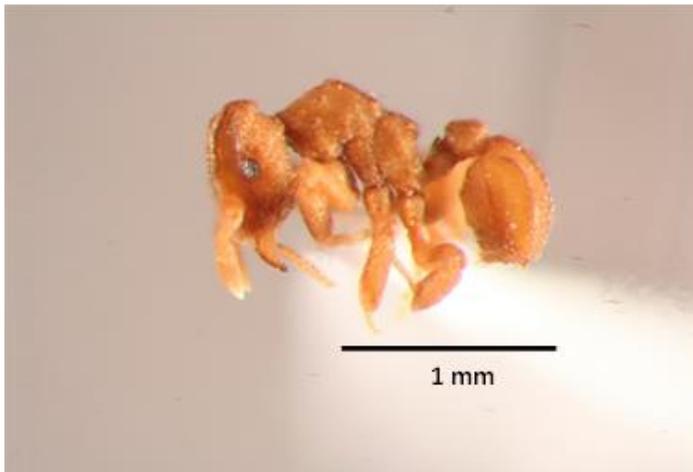
Crematogaster crinosa Mayr, 1862



Crematogaster torosa Mayr, 1870



Crematogaster sp. aff. *curvispinosa*



Cyphomyrmex costatus Mann, 1922



Cyphomyrmex rimosus (Spinola, 1851)



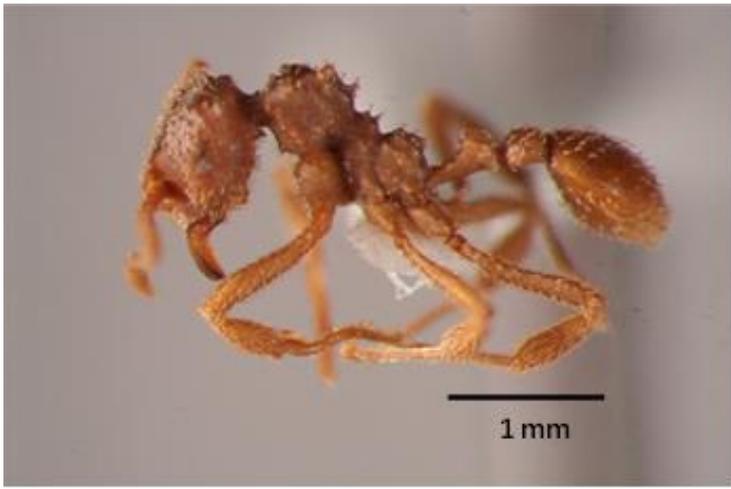
Megalomyrmex silvestri Wheeler, 1909



Monomorium ebeninum Forel, 1891



Monomorium floricola (Jerdon, 1851)



Myrmicocrypta sp.



Nesomyrmex echinatinodis (Forel, 1886)



Nesomyrmex wilda (Smith, 1943)



Pheidole punctatissima Mayr, 1870



Pheidole susannae Forel, 1886



Rogeria belti Mann, 1922



Rogeria cuneola Kugler, 1994



Sericomymex aztecus Forel, 1855



Solenopsis molesta (Say, 1836)



Solenopsis geminata (Fabricius, 1804)



Strumigenys boneti Brown, 1959



Strumigenys elongata Roger, 1863



Strumigenys louisianae Roger, 1863



Strumigenys ludia Mann, 1922



Tetramorium bicarinatum (Nylander, 1846)



Tetramorium simillimum (Smith, 1851)



Tetramorium spinosum (Pergande, 1896)



Wasmannia auropunctata (Roger, 1863)

Subfamilia Ponerinae



Pachycondyla harpax (Fabricius, 1804)



Pachycondyla villosa (Fabricius, 1804)



Platythyrea punctata (Smith, 1858)

Subfamilia Pseudomyrmeiinae



Pseudomyrmex brunneus (Smith, 1877)



Pseudomyrmex ferrugineus (Smith, 1877)



Pseudomyrmex gracilis (Fabricius, 1804)